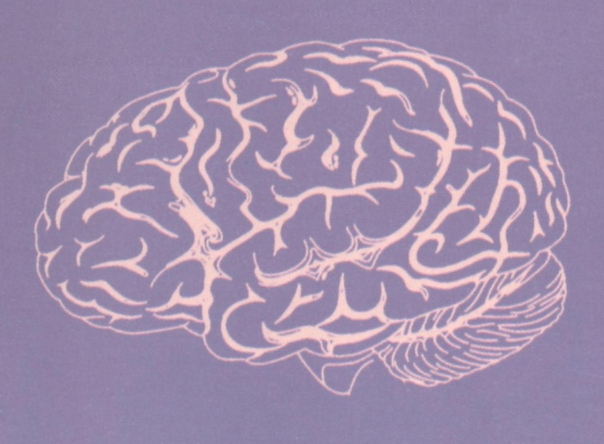
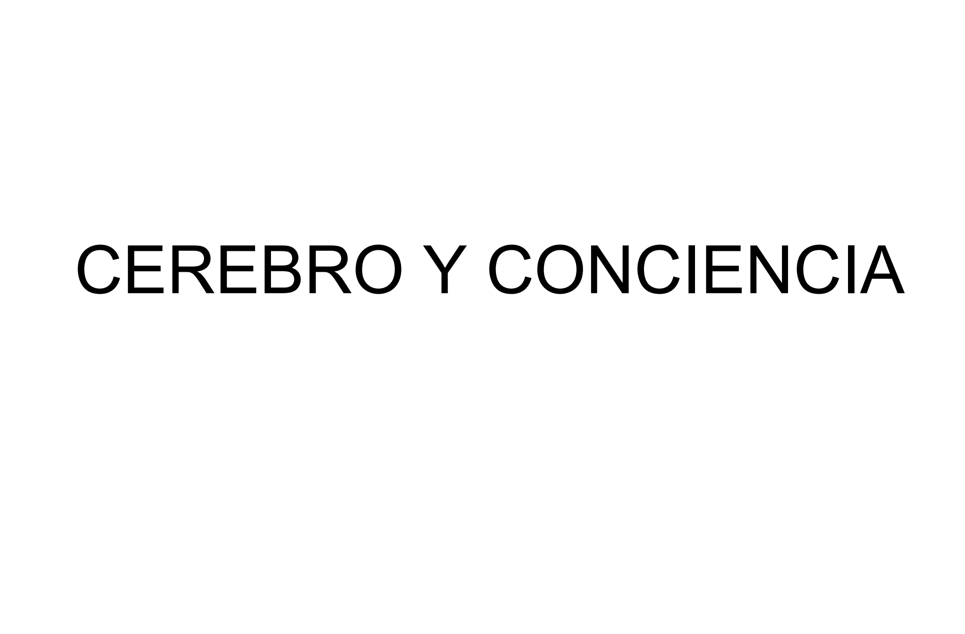


CEREBRO Y CONCIENCIA

KARL H. PRIBRAM
J. MARTÍN RAMÍREZ



DIAZ DE SANTOS



CEREBRO Y CONCIENCIA

KARL H. PRIBRAM

Y

J. MARTÍN RAMÍREZ

CEREBRO Y CONCIENCIA



Ediciones Díaz de Santos, S.A.
Juan Bravo, 3A. 28006 MADRID
España

ISBN: 978-84-7978-204-7
Depósito legal: M. 34.636 -1995

Fotocomposición: Fer, S.A.
Impresión: Edigrafos, S.A.
Encuadernación: Rustica-Hilo, S.L.

Para
Katherine Neville y
Christine Lindhard

Índice

SEGUNDA PARTE

LA VARIEDAD DE LA EXPERIENCIA CONSCIENTE: RAÍCES BIOLÓGICAS Y USOS SOCIALES

«Tratemos el asunto de la manera más amplia posible. La psicología moderna, habiendo encontrado conexiones psicofísicas concretas a las que atenerse, asume como una hipótesis oportuna que la dependencia de los estados mentales sobre las condiciones corporales debe ser completa y profunda. Según el postulado general de psicología al que nos acabamos de referir, no hay ni un solo estado de nuestras mentes, elevado o decaído, sano o enfermo, que no tenga algún proceso orgánico como base. Las teorías científicas están condicionadas orgánicamente tanto como lo están los sentimientos religiosos..., así como todas nuestras turbaciones y dificultades nuestros deseos y anhelos, nuestras preguntas y creencias. Todas ellas, sean de contenido religioso o no, están fundamentadas orgánicamente.

(Sin embargo), alegar que un estado mental religioso tiene una causa orgánica, refutando así su pretensión de poseer un valor espiritual superior, es completamente ilógico y arbitrario. Ninguno de nuestros pensamientos ni sentimientos, ni siquiera nuestras doctrinas científicas, ni incluso nuestros eventuales excepticismos, podrían mantener valor alguno como revelaciones de la verdad, ya que todos ellos sin excepción provienen de la situación en la que se encuentra el cuerpo en ese momento.»

WILLIAM JAMES, *La variedad de la experiencia religiosa,* 1902/1929.

Notas sobre los autores

Karl H. Pribram es Doctor en Medicina, especialista en Neurocirugía y Psiquiatría y Doctor «honoris causa» en Filosofía. Trabajó en Neurología y Neurocirugía en la Universidad de Chicago, en Cirugía en la Universidad de Tennessee, en Fisiología y en Psicología en la Universidad de Yale y en Psicología y Psiquiatría en la Universidad de Stanford, de la que es profesor emérito tras treinta años de actividad. En la actualidad trabaja en la Universidad de Radford como James P. y Anna King University Professor y Eminent Commonwealth Scholar of Virginia. Cuenta con más de trescientas publicaciones científicas, entre las que son de destacar libros tales como: *Plans and structure of behavior* (en colaboración con Miller y Galanter, 1960), *Brain and Behavior* (1969), *Biology of memory* (en colaboración con Broadbent, 1970), *Languages of the brain* (1971), *Psychophysiology of the frontal lobes* (en colaboración con Luria, 1973), *The hippocampus* (cuatro volúmenes, en colaboración con Isaacson, 1975-1986), *Cerebro, mente y holograma* (en colaboración con Martín Ramírez, 1980) y *Brain andperception* (1991).

J. Martín Ramírez es Doctor en Medicina y Cirugía y en Filosofía y Letras. Ha trabajado en Neuropsicología en las Universidades Libre de Berlín y Stanford y en Psicobiología en la Universidad del Ruhr, en el Centro Ramón y Cajal, en la Universidad Autónoma de Madrid y en la Universidad de Sevilla. En la actualidad está en el Departamento de Psicobiología de la Universidad Complutense de Madrid. Cuenta con doscientas publicaciones científicas, entre las que son de destacar libros tales como: *Ultraestructura de las arteriolas cerebrales* (1976), *Einführung in die Anthropobiologie: Grundrifi für Psychologen und Padagogen* (1978), *Cerebro, mente y holograma* (en colaboración con Karl Pribram, 1980), La *función cortical* (1983), *Vida, ambiente y biología* (1984), *Aggression: Functions and causes y Cross-disciplinary studies on aggression* (ambos en colaboración con Paul Brain, 1985 y 1986), *Biología y personalidad* (1986), *Research on aggression* (1987), *Essays on violence* (en colaboración con Robert Hinde y Jo Groebel, 1987), *Aggression in children* (en colaboración con Lea Pulkinnen, 1989) y *Violence: some alternatives* (1994).

Prólogo

«Apri la mente a quel che ti paleso,
e fermavi entro. Che non fa scienza
senza lo ritenere avere inteso»

En 1980, trabajando ambos autores en el Laboratorio de Neuropsicología de la Universidad de Stanford, publicamos un libro *Cerebro, mente y holograma* que pretendía exponer un modelo de funcionamiento cerebral –el holonómico– por aquel entonces ciertamente novedoso entre los estudiosos del cerebro. Ahora, pasados ya quince años –*per quinde annos grande mortalis aevi spatium* , escribía Tácito–, ambos volvemos a reunimos, aunque esta vez a la sombra de la Universidad Complutense, donde, tras dar sus primeros pasos universitarios y no pocos años posteriores en una particular «diáspora», uno de nosotros ha vuelto a dar también –salvo que el indescifrable destino disponga otra cosa– sus últimos pasos académicos. Desde El Escorial, sede estival de la Complutense, nos desplazamos a La Coruña donde, con la generosa ayuda de la U.I.M.P., Karl Pribram dirigiría un curso sobre «el yo, el "mi" y la conciencia». Allí, en la Universidad de La Coruña, visto el interés despertado por el tema entre el público universitario asistente, consideramos la conveniencia de redactar un nuevo volumen que completara algunos de los aspectos expuestos en publicaciones anteriores, actualizándolos a la luz de los continuos avances de la investigación en Neurociencia. Manos a la obra..., y aquí tiene a su disposición el lector el fruto de dicho propósito.

Cuando se inicia la explicación de cualquier disciplina, suele dedicarse la primera clase a resaltar «la importancia de la asignatura». Algo similar debería esperarse al iniciar un libro, a menos que, como ocurre en el presente caso, por la importancia que el conocimiento del cerebro y la

conciencia tiene para el hombre, se nos antoje obvio: si queremos entendernos mejor a nosotros mismos, debemos entender cómo se comportan e interactúan entre sí las distintas estructuras del sistema nervioso, que es precisamente la parte del organismo especialmente encargada de las funciones superiores de la persona. De su importancia habla igualmente el hecho de que las autoridades mundiales hayan tenido a bien declarar «Década del Cerebro» a los años noventa, en medio de los que nos encontramos. Cuanto más correcta, coherente y detallada sea nuestra información sobre el funcionamiento cerebral, más nos servirá para conocer el comportamiento general de nosotros mismos, y, en especial, de nuestra experiencia sensorial, de nuestra percepción, de nuestro pensamiento, de nuestra volición, de nuestro libre albedrío, de nuestra inspiración, de nuestra imaginación, de nuestro enamoramiento..., en una palabra, de toda nuestra propia vida interior que, como recuerda el eminente neurofisiólogo francés Benjamín Libet, es lo que realmente importa al hombre.

Aunque las presentes páginas van encaminadas a dicho fin –a conocernos mejor, comprendiendo cómo funciona el cerebro-, no hemos de olvidar, sin embargo, que la organización funcional del sistema nervioso representa aún uno de los misterios con los que se enfrenta la investigación psicobiológica. La inherente complejidad del cerebro y lo intrincado de sus operaciones hace que aún queden importantes componentes y procesos por desvelar e interpretar, y no pocos conceptos, ideas y modelos de funcionamiento por establecer. Pero, aunque nuestro conocimiento al respecto todavía sea sólo provisional y aproximado, nos servirá como guía apreciable en nuestra profundización en el conocimiento del ser humano.

Conscientes de encontrarnos en el momento de pensar científicamente sobre la conciencia y de profundizar en su estudio experimental, tras un paréntesis conductivista demasiado prolongado, la segunda parte del libro se dedica a analizar las raíces neurobiológicas de las muy variadas experiencias conscientes existentes. Lejos de posturas cercanas a un «materialismo eliminativo», como el propuesto por Francis Crick en su reciente libro *The atonishing hypothesis,* en el que, basado en que se pueden situar con exactitud los procesos psíquicos en el cerebro, considera que también pueden localizarse las neuronas de la conciencia, defendiendo la hipótesis de que «la conciencia depende crucialmente de las conexiones que tiene el tálamo con la corteza cerebral», nosotros preferimos pensar que una mayor clarificación sobre el funcionamiento cerebral –sobre todo en funciones superiores, tales como conciencia, atención, intención, pensamiento, aprendizaje y memoria- necesita de datos y perspectivas aportadas por otras ciencias, como la psicología, las matemáticas, la física

cuántica, la termodinámica y, obviamente, también la filosofía, todo ello dentro de una perspectiva interdisciplinar. Incluso nunca debemos perder de vista las limitaciones de la ciencia en un conocimiento tan complejo como es el de la persona humana. En una palabra, el cerebro nos parece demasiado importante como para ser dejado a las solas manos de los biólogos.

Solo nos queda añadir nuestro agradecimiento a las alumnas Belén, Candelaria, Natalia y Paula por su participación en la traducción de los originales del presente trabajo, en lengua inglesa, y a la Editorial Díaz de Santos por ponerlo en manos de los lectores interesados.

Concluyo este prólogo haciendo votos para que un mejor conocimiento del Cerebro y de las funciones superiores en él radicadas sirva para impedir que la Humanidad vuelva a caer en lo que ocurrió, precisamente hoy hace medio siglo, en la ciudad donde tengo el privilegio de firmarlo.

J. MARTÍN RAMÍREZ
Hiroshima, 6 de agosto de 1995

PRIMERA PARTE

El funcionamiento cerebral

Por J. MARTIN RAMÍREZ

1

La localización cerebral de procesos psíquicos (aproximación histórica)

El cerebro es una de las partes anatómicas que más ha tardado en conocerse. Sólo encontramos ignorancia y superstición al respecto hasta prácticamente el siglo pasado, época en la que la moderna investigación científica, con la observación experimental y las exploraciones funcionales, nos permiten ya un verdadero conocimiento del encéfalo.

El descubrimiento de que el cerebro, en vez de ser una masa amorfa y sin función específica -una «esponja fría», diría Aristóteles-, comprende muchas partes diferentes macro y micromorfológicamente, y cada una con una función específica, es uno de los hitos más importantes, dentro de la historia de la neurología: abre el paso al moderno concepto de localización de la función cerebral que, perfeccionado a través de muy variados métodos de investigación, llega a convertirse en uno de los principios básicos de la neurofisiología, al facilitar el diagnóstico y la localización regional de las eventuales lesiones.

Las muy variadas direcciones que toma la investigación a lo largo de las últimas centurias pueden agruparse en dos tendencias principales:

1. Los partidarios de la localización cerebral, haciendo de la corteza un mosaico funcional; y
2. Quienes defienden que todos los procesos psíquicos activan el cerebro en su totalidad, funcionando la corteza como un todo, holísticamente.

Detengámonos brevemente en alguno de los principales autores de cada una de dichas tendencias.

1. LAS TEORÍAS LOCALIZACIONISTAS

1.1. La frenología: Gall y Spurzheim

Aunque ya en el siglo XVII encontramos experimentos sobre localización cerebral (McHenry, 1769), es a finales del siglo XVIII cuando dos expertos anatónomos, Franz Josef Gall (1758-1828) y su discípulo Johan Gaspar Spurzheim (1776-1832), dan el primer paso en el estudio de las funciones psicológicas del cerebro (Gall y Sperzheim, 1810; Riese, 1936).

Tras notar que individuos con ciertas cualidades intelectuales tienen interesantes prominencias craneales, elaboran una doctrina denominada craneoscópica, y que conocemos hoy día como frenología, según la cual la mera palpación del cráneo permite revelar las cualidades morales y las facultades intelectuales de una persona.

Según estos autores, las facultades mentales están localizadas en la sustancia gris cortical, debajo del cráneo: cada facultad está independientemente, aunque contactada entre sí a través de comisuras en la sustancia blanca. El cerebro, por tanto, es como un paquete con 27 (luego Spurzheim lo amplía a 37) órganos –de ahí su sinónimo organología– separados que presiden cada una de las diferentes facetas del individuo y producen una protuberancia o abolladura local en la cara externa del cráneo. La conclusión de que las variaciones craneales sugieren perfiles de personalidad característicos de cada individuo, da pie a toda una serie de excesos entre sus seguidores, haciendo predicciones sensacionales que desprestigian más de lo debido la indudable categoría investigadora de Gall.

La principal crítica que puede hacerse a la frenología es la manera cómo asumen un número totalmente arbitrario de órganos, concebidos todos ellos como fundamentales, innatos, aislados entre sí, localizados en una zona propia y sirviendo de manera específica y exclusiva a sólo una facultad.

Sin embargo, su mérito es mucho más importante; tanto que se les reconoce como los fundadores de la moderna localización cortical. Dan la importancia debida a la corteza cerebral en relación con las funciones mentales y anticipan los constituyentes básicos de la doctrina de la localización cerebral, a saber: la suposición de que existe un número limitado de funciones mentales elementales y otro igualmente limitado de órganos cerebrales bien definidos, y el aislamiento de la función y órganos cerebrales y de la naturaleza específica de estos últimos.

Por lo que se refiere a los procesos psíquicos, Gall dice que cuanto más desarrollado esté el lóbulo frontal respecto al occipital y al parietal, más inteligente será dicha persona.

Los estudios clínicos posteriores mantienen vigente la postura de Gall durante la mitad del siglo XIX y prueban que, aunque equivocado en los detalles, tiene razón en cuanto al principio, que no es otro sino otra forma de fisiognomía, variedad de las cuales han existido durante siglos (Leuret, 1839; Temkin, 1947).

1.2. La localización del lenguaje: Bouillaud y Broca

Un ardiente defensor de las teorías de Gall sobre la pluralidad de órganos cerebrales y, en concreto, sobre la localización de la facultad de hablar en el lóbulo frontal, es Jean-Baptiste Bouillaud (1796-1875), quien por primera vez distingue entre la facultad de crear palabras como signos de ideas y de retenerlas en la memoria y la facultad de articular palabras. «El lenguaje, la significación que no es mera señalización instintiva, es exclusivo del hombre» (Ramírez, 1975).

El 21 de febrero de 1825, en un discurso ante la Real Academia de Medicina de Francia, demuestra que la pérdida del habla se asocia con una lesión del lóbulo frontal, al que llama «órgano legislativo del habla», y, entre otras conclusiones, dice lo siguiente: «1.° En el hombre el cerebro juega un papel esencial en el mecanismo de un gran número de movimientos; dirige todos aquellos que están sujetos al control de la inteligencia y de la volición... 5.° La pérdida del habla depende de la pérdida de la memoria de palabras, de la pérdida de los movimientos musculares que componen el habla o de una lesión de la sustancia gris o de la sustancia blanca del lóbulo anterior» (Bovillaud, 1825).

Las opiniones defendidas por Bouillaud y su yerno Simón Alexandre Ernest Auburtin (1825-1893) encuentran un valioso apoyo en Pierre Paul Broca (1824-1880) quien, aun sin ser el primero que descubriera la afasia, sí lo es en la localización de los defectos del lenguaje. Afirma que el área del lenguaje hablado es el tercio posterior de la tercera circunvolución frontal, *un petit lobule triangulaire au sommet inferieur,* que llama *le cap de la 3me circonvolution frontale* y que aún hoy día suele conocerse como *le cap de Broca* (Broca, 1870). La describe con detenimiento en el límite anterior de la fisura silviana: muy consistente en el hombre, poco en primates y prácticamente rudimentaria en *Pithecus.*

Su lesión produce la «afemia, es decir, pérdida del habla» (Broca, 1861), incapacidad de pronunciar palabras aunque la lengua no esté paralizada; en 1861, Trousseau lo denomina, con mayor éxito, afasia (Broca, 1864), y «el hecho más destacable es que en todos los pacientes la lesión estaba en el lado izquierdo. No me atrevo a sacar conclusiones de esto. Espero nuevos hechos» (Broca, 1863). En 1898, Bastian explicará este

«hecho extraño» con lo que vino a ser el primer enunciado del principio del predominio lateral cerebral: «Ahora está bastante generalmente aceptado que la causa inmediata o próxima se ha de encontrar en el hecho del uso predominante de la mano derecha, lo cual ocasiona una mayor actividad funcional sobre el hemisferio cerebral izquierdo» (Bastian, 1898). Por último, en cuanto a su opinión general sobre la localización funcional, Broca opina que las grandes regiones cerebrales se relacionan con las grandes regiones de nuestra mente, que el análisis funcional debe preceder a su localización, y que el tamaño y la forma cerebral están relacionados con el grado de inteligencia del individuo (Broca, 1861).

1.3. La anatomía de las circunvoluciones cerebrales

Una de las estructuras macroscópicas que más tardan en examinarse cuidadosamente es precisamente la de las circunvoluciones cerebrales. La razón hay que encontrarla quizá en la tradicional aceptación del sistema ventricular como sede de la actividad cerebral. A las circunvoluciones no se les concede importancia funcional alguna: se limitan a ser un mero envoltorio que defiende los ventrículos del duro estuche craneal.

Gall es quien estudia por primera vez las circunvoluciones cerebrales, haciendo anatomía comparada y sugiriendo mecanismos sobre su formación.

Luigi Rolando (1773-1831), que es uno de los precursores de los muchos estudios experimentales que el siglo XIX aporta a la localización cerebral, muestra de manera evidente que el cerebro no es una masa amorfa. Al describir las circunvoluciones cerebrales dice que en el hombre «pueden reducirse a contornos regulares y bien determinados», si bien insiste en la gran irregularidad que suelen presentar las tres circunvoluciones frontales (Rolando, 1831).

Poco después, François Leuret (1797-1851), desde la perspectiva de la anatomía comparada, aporta nuevos datos de interés para un mejor conocimiento de las circunvoluciones humanas. Basándose en que «las circunvoluciones cerebrales de los mamíferos son siempre las mismas en cada animal» y siguiendo como criterio de diferenciación las variaciones conocidas entre las especies, afirma que «pueden clasificarse según la similaridad de sus circunvoluciones cerebrales». Distingue catorce especies de mamíferos, agrupados en orden ascendente de acuerdo con su grado de inteligencia, que reduce a tres, según las características de su superficie cerebral: 1) aquellos con superficie lisa y una mera indicación de la fisura silviana; 2) unos segundos en los que, aun sin circunvoluciones, aparecen impresiones encima de la fisura silviana; y 3) los

que presentan varias circunvoluciones concéntricas encima y alrededor de dicha fisura.

A él se debe la propuesta del término «fisura de Rolando», por ser este anatónomo quien la descubrió en el hombre, en el que está aún más desarrollada que en el mono (Kreyner, 1964).

Su sucesor, Louis Pierre Gratiolet (1815-1865), contribuye aún más al conocimiento de la anatomía de las circunvoluciones cerebrales, estudiando principalmente primates. Uno de sus mayores méritos -junto con sus descubrimientos sobre la corteza cerebral- es la aportación de una amplia y acertada nomenclatura anatómica -casi completa para circunvoluciones y fisuras- que se hace rápidamente popular por toda Europa.

También le debemos el haber descrito los límites de cada lóbulo cerebral -acepta la división de Burdach en cinco lóbulos- y sus nombres, tomados del hueso que está encima de cada uno, vocabulario aún usado en nuestros días como áreas anatómicas convenientes.

Respecto al lóbulo frontal, Gratiolet lo divide en dos partes: la orbital, con *sulci* muy irregulares, y la frontal, en la que a su vez, pueden distinguirse tres *plis* o *étages:* el inferior, o *pli surcilier,* el medio y el superior, siendo este último –según parece ser– el más importante: cuanto más circunvoluciones presente, mayor perfección significa.

Merece la pena notar un dato de interés para su aportación sobre el lóbulo frontal: la primera circunvolución ascendente (precental), «que en todos los pitecántropos se origina encima del ángulo de la fisura de Silvio, en el hombre empieza aproximadamente 2 cm detrás. De donde se sigue que el borde posterior del lóbulo frontal retrocede a este lóbulo, se hace mayor empujando hacia detrás el lóbulo parietal» (Gratiolet, 1854). Nos hemos detenido en este detalle por ser precisamente uno de los puntos más importantes en que William Turner difiere de Gratiolet. Turner, 1866, establece la fisura de Rolando como límite posterior del lóbulo frontal en un detallado estudio sobre cada una de las circunvoluciones cerebrales.

También influye mucho su método de *factus without system,* como lo denominó Wernicke en 1876: un enfoque pragmático y empírico de sus descripciones, sin intentar descubrir leyes fundamentales que gobiernen un desarrollo (Meyer, 1971).

1.4. Las aportaciones de Meynert

Theodor Meynert (1830-1892) (Antón, 1930) es uno de los investigadores que dan mayor ímpetu a la localización anatómica del córtex, cuya estructura y conexiones estudia detenidamente. Su influjo se deja notar en

personalidades tales como Flechsig, Wernicke, Forel y Freud. Es el primero en llamar la atención sobre las diferencias regionales de la corteza, mostrando que existen cinco estratos horizontales de células nerviosas [uno de los estratos segundo y tercero de los seis descritos anteriormente por Jules Gabriel François Baillarger (1840)] (Fig. 1-1).

Según sus diferencias citoarquitectónicas, divide el cerebro en dos partes, que denomina: *neopallium* -corteza no olfatoria que Brodmann llamará corteza homogenética, Vogt, isocórtex, y Kölliker, simplemente *pallium* - y *archipallium* -corteza olfatoria, heterogenética, allocórtex y rinencéfalo de los autores citados (Kölliker, 1850-1854).

Plantea la posible asociación de la morfología celular con su función antes de que Fritsch y Hitzig establezcan experimentalmente la localización cortical de funciones, y, basándose principalmente en anatomía comparada, concluye que el lóbulo frontal representa el órgano para las fun-

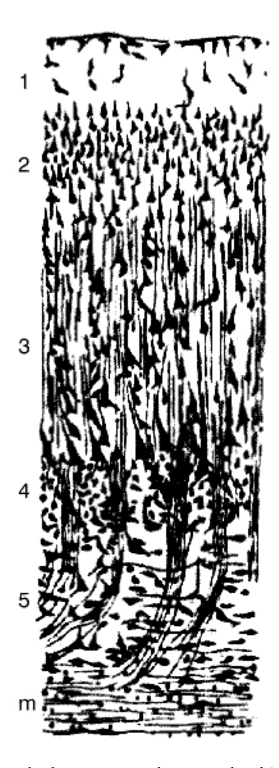


Figura 1-1. Meynert: Sección de la tercera circunvolución frontal: 1) capa de neuroglía; 2) células piramidales pequeñas; 3) células piramidales grandes; 4) capa granular; y 5) células husiformes; m = sustancia blanca (1884, pág. 53, fig. 24).

ciones psíquicas, las más elevadas manifestaciones de *lapsiquis* (Meynert, 1867 y 1868).

Como indicamos más arriba, a partir de Meynert aparecen numerosísimas investigaciones experimentales y observaciones clínicas que intentan reforzar su teoría.

1.5. Las experiencias de Hitzig, Fritsch y Ferrier

Eduard Hitzig (1838-1907) y Gustav Theodor Fritsch (1838-1927) identifican el área motora del cerebro de perro y en 1870 confirman experimentalmente las conclusiones a las que había llegado John Hughlings Jackson (1835-1911) por observaciones clínicas y especulación racional: el estímulo eléctrico de la corteza produce respuestas motoras (éstas son las de más fácil estudio) (Hitzig, Fritsch, 1870).

En 1884 mantienen que las funciones psíquicas superiores tienen centros bien definidos, en concreto en el lóbulo frontal, al que llaman «órgano para pensamiento abstracto, para la inteligencia».

«Si la estimulación de ciertos puntos de la corteza -argumentan- pone en acción ciertos músculos, y si la destrucción de estos mismos puntos desordena la inervación de los mismos músculos; si no obstante la estimulación y la destrucción de otros puntos no influye sobre la inervación muscular, tenemos una prueba suficiente para mostrar que las diferentes partes del cerebro tienen diferentes funciones» (Hitzig, 1884). La extirpación de los lóbulos frontales a perros no les paraliza ni pierden la sensación -el lóbulo frontal es absolutamente inexcitable-, pero les produce alteraciones muy graves en la memoria.

Así pues, nuestros autores no se limitan a la localización de movimientos, sino que pasan a la de funciones psíquicas: consideran que todas las funciones psíquicas tienen un substrato anatómico complejo de órganos centrales y periféricos con significados diferentes (Wollenberg, 1908).

Los resultados de Hitzig y Fritsch son diametralmente opuestos a la opinión científica de la mayoría de los neurofisiólogos de la época que siguen la postura de Flourens, en la que nos detendremos en su momento: Francois Magendie (1783-1855), I. van Deen (1804-1876), F. A. Longet (1811-1871), Eduard Friedrich Wilhelm Weber (1806-1887), E. W. von Brücke (1819-1892). Parecen darles la razón únicamente los ya antiguos trabajos de Rolando, y de ahí el que no tenga una aceptación inmediata. Habrá que esperar a David Ferrier (1843-1928) para confirmar sus opiniones y fundamentarlas en bases experimentalmente seguras.

Tras hacer un mapa de toda la corteza del mono, Ferrier define el área motora y ciertas áreas sensoriales, concluyendo que «no hay razón para

suponer que una parte del cerebro sea excitable y otra no; el problema es cómo se manifiesta el propio estímulo» y que «hay ciertas regiones en la corteza a las que pueden asignarse funciones definidas; y que los fenómenos de lesiones corticales variarán según su localización y también según su carácter» (Ferrier, 1876) (Fig. 1-2).

Hechos fisiológicos y patológicos -monos que tras la ablación del lóbulo frontal pierden súbitamente la facultad de una observación atenta e inteligente- le llevan a localizar precisamente en el lóbulo frontal la capacidad de atención y el poder de moderación de las tendencias y de los impulsos físicos y motores. La atención se basaría en una actividad específica de los centros motores inhibidores, por la cual toda representación de un elemento motor origina una representación de movimiento, cuya ejecución, no obstante, puede paralizarse. Así pues, los centros inhibidores, principalmente responsables de la concentración de la atención, formarían la fundamental base orgánica de las funciones intelectuales superiores. Los hombres inteligentes tienen bien desarrollado el lóbulo frontal, mientras que los idiotas, con muy débil poder de atención, lo tienen poco desarrollado; más aún, las enfermedades de esta zona cerebral acarrean

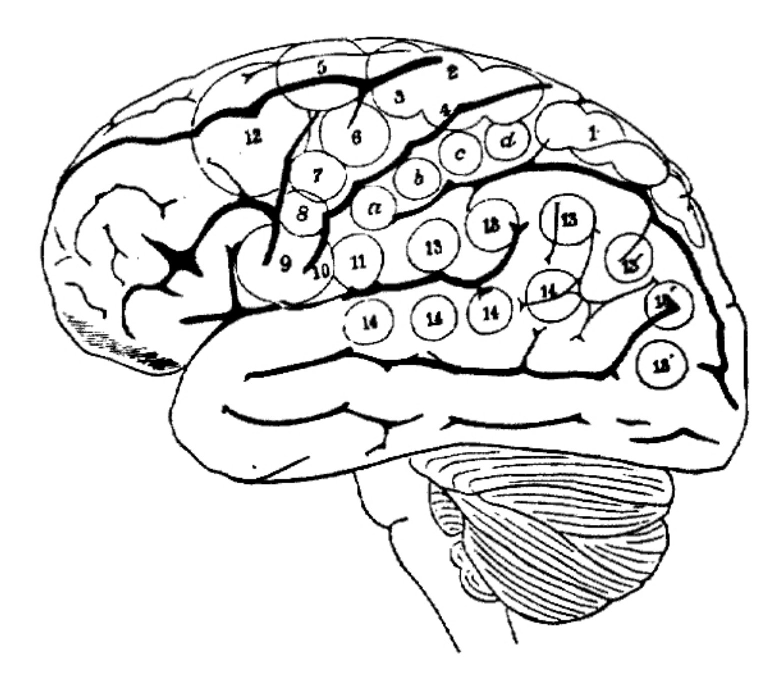


Figura 1-2. Ferrier: Vista lateral del cerebro humano (1876, pág. 304, fig. 63).

una degradación psíquica. Está de acuerdo con aquellos investigadores que localizan la facultad de reflexión en el lóbulo frontal y admite que esto puede ser índice de una cierta fuerza de concentración de espíritu y de inteligencia en las direcciones más diversas.

No obstante, Ferrier no localiza el poder psíquico en una zona cerebral determinada. Le parece absurdo querer adscribir la inteligencia a un lugar especial, cuando no tiene sede absoluta distinta. Más bien defiende que las alteraciones consecutivas a la lesión del lóbulo frontal deben adscribirse a la pérdida de una función elemental, que sería la inhibición del movimiento. En la lucha entre instinto y voluntad vencería uno u otro, según el desarrollo de los centros moderadores y de la educación de cada hombre, como ya había apuntado Meynert. Esta facultad moderadora sería el elemento fundamental de la concentración atenta de la conciencia y del control de la voluntad (Clarke, O'Malley, 1968).

1.6. El centro de la percepción: Wundt

W. Wundt (1832-1920), eminente psicofisiólogo, aporta una teoría de gran interés: el lóbulo frontal es el centro de la percepción. Parte del hecho de que su alteración no produce efectos sensitivos ni motores, pero si defectos duraderos en la actividad psíquica. Esta observación le sugiere la existencia en el lóbulo frontal de elementos que representan hechos intermedios indispensables en los procesos psicológicos que acompañan a las funciones intelectuales y cuya misión dependerá de su unión con otros elementos centrales. Probablemente las regiones frontales aportan los factores fisiológicos que acompañan a la percepción de las representaciones sensitivas.

Wundt supone que las impresiones sensitivas, al llegar a los centros sensoriales del cerebro, son simplemente percibidas. Para que después se comprendan por medio de la atención o de la apercepción se necesitará estimular los elementos de la región frontal. Es así que la voluntad en el fondo no se da, según Wundt, sino unida a la apercepción; la destrucción del lóbulo frontal llevaría consigo la destrucción de ambas facultades.

Conviene hacer notar, no obstante, que en esta noción de apercepción, Wundt reúne procesos tan heterogéneos que fisiólogos como Munk o psicólogos como Muensterberg (1863-1916) no han llegado a comprender esta hipótesis. También contrasta esta teoría con la de Ferrier, en cuanto que la base fisiológica del poder de la atención no la pone en una inhibición del movimiento, sino en una corriente estimulante que debe ser su propia existencia a la actividad de los elementos del lóbulo frontal (Wundt, 1902).

1.7. Bianchi y el lóbulo frontal

La persona que contribuye en mayor medida al conocimiento de las funciones del lóbulo frontal en la época que estamos describiendo es Leonardo Bianchi (1848-1927), quien confirma su inexcitabilidad, previamente apuntada por Hitzig y Ferrier. Bianchi (1920) explica que «los primeros experimentos que hice en perros me permitieron expresar... que era posible concluir que las mutilaciones unilaterales del lóbulo frontal... no se seguían de ningún síntoma notable; y que las mutilaciones bilaterales en perros habían producido un claro cambio de carácter» (Bianchi, 1920).

En la ablación del lóbulo frontal en monos, junto a alteraciones psíquicas tales como pérdida de la crítica, de la reflexión, apatía y pobreza psíquica e intranquilidad motora sin objetivo alguno, apenas encuentra sino ligeras alteraciones motoras transitorias, movimientos de rotación de la columna vertebral con parálisis de la extremidad anterior opuesta en los movimientos finos y algunas alteraciones visuales. Pero estos datos que se observan no pueden deberse a lesiones de deficiencia de los movimientos de la cabeza y de los ojos, como defendía Ferrier; ni a una parálisis de los músculos del tronco, como argumentaba Munk; ni a una pérdida de las percepciones más elementales. Se trata de una disgregación de la personalidad psíquica (Bianchi, 1895). Bianchi concluirá tomando una clara postura ante las, al menos, tres teorías que existían hace un siglo sobre la función del lóbulo frontal. Para Ferrier, este sería el centro motor para los movimientos oculares contralaterales y para la atención; para Munk, el centro motor de la musculatura del dorso; para Wundt e Hitzing, por último, el centro de los procesos intelectuales superiores.

El lóbulo frontal es un centro en el que se funden fisiológicamente todos los elementos sensitivos y motores que constituyen la personalidad psíquica. Su principal misión es la síntesis psíquica de la personalidad y del discernimiento. Su enfermedad hace que el hombre pierda la propiedad de concebir operaciones mentales superiores sin que se resientan sus funciones sensitivas ni motoras, y su extirpación lleva a la disgregación de la personalidad y de la síntesis mental.

En una palabra, el lóbulo frontal es el «órgano de la inteligencia». Coordina los efectos de los demás centros corticales, regulando la actividad de las neuronas sensitivas y motoras, según los estados afectivos que acompañan las diversas percepciones e imágenes de las que resulta el tronco psíquico del individuo. Representa, por tanto, el elemento nervioso de mayor dignidad, pues es «el órgano del bien y del justo reencontrarse del individuo en el ambiente social y cósmico» (Bianchi, 1920).

Pero aunque reserva al área frontal un lugar preeminente –el eje central con función de asociar y continuar productos intelectuales–, Bianchi insiste en que para la inteligencia es esencial la actividad de toda la corteza (Lord, 1928).

2. LAS TEORÍAS HOLÍSTICAS

Otros investigadores denuncian los excesos del localizacionismo cerebral, y afirman la equivalencia de todas las partes del cerebro formando un todo, es decir, lo que se conoce como holismo.

Uno de los fisiólogos experimentales que más aporta al conocimiento del sistema nervioso central –su embriología, las funciones de los canales semicirculares, el crecimiento del cráneo, la acción del éter como anestésico, etc.–, y que más se opone a la frenología, es Pierre Flourens (1794-1867).

Contra lo enseñado por Gall, Flourens (1843), mantiene que el alma, la inteligencia, es una función global de todo el hemisferio cerebral, al igual que el cerebelo se reserva las funciones motoras y el bulbo raquídeo las funciones vitales del organismo. Entresaquemos algunas de sus propias palabras: «La memoria, la vista, el oído, la volición; en una palabra, todas las sensaciones desaparecen con los lóbulos frontales. Los lóbulos cerebrales son, por tanto, el único órgano de las sensaciones... Los animales privados de lóbulos cerebrales no tienen más sensación, juicio, memoria o volición; es así que sólo hay volición si también hay juicio, y juicio si hay memoria, y memoria si ha habido sensación; luego los lóbulos cerebrales son la sede exclusiva de todas las sensaciones y de todas las facultades intelectuales... Todas las diferentes partes esenciales del sistema nervioso tienen propiedades específicas, funciones apropiadas y acciones distintas; y a pesar de esta maravillosa diversidad de calidades, funciones y acciones constituyen un solo sistema» (Baillarger, 1870). Así pues, la pérdida de inteligencia no depende de lesiones en parte específica del córtex, sino más bien de la cantidad de tejido destruido. Conclusiones todas ellas que durante décadas son aceptadas universalmente.

Hermann Munk (1839-1912) es uno de los primeros neurofisiólogos experimentales que niega una localización concreta de la inteligencia. La inteligencia es la resultante de todas las imágenes, de todas las representaciones traídas por la percepción sensorial y sostiene que si parece existir un paralelismo entre los grados de inteligencia y el volumen del lóbulo frontal, se explica porque al aumentar la inteligencia se aumenta también el movimiento del dorso, el cual desarrolla a su vez dicho lóbu-

lo. Su sede, por tanto, será toda la corteza cerebral, y no alguna zona en particular.

De ahí que toda lesión cortical afecte a la inteligencia, tanto más cuanto más extensa sea, pues impide la agrupación de imágenes o de representaciones. Más aún, la ceguera, la sordera o la parálisis psíquicas producen, cada una por su cuenta, una disminución de la inteligencia hasta llegar, en los casos más avanzados, a la imbecilidad o demencia.

Hitzig, aun cuando llega a aceptar la tesis de Munk de que las representaciones de ideas deben buscarse en todo el cerebro, insiste en que el pensamiento abstracto debe tener un órgano particular: el lóbulo frontal; en otras palabras, no comprende, que una gran masa cerebral, como es dicho lóbulo, se limite a ser centro de los movimientos de la nuca y del cuello. Munk se opone absolutamente a esta idea: para él el cuerpo entero está representado en el cerebro entero (Sanides, 1962).

El mismo año 1881, en el Congreso Médico Internacional de Londres, Friedrich Leopold Goltz (1834-1902) ataca experimentalmente la tendencia a localizar la inteligencia en el lóbulo frontal. Según la doctrina localizacionista, si se aislasen las áreas funcionales de la corteza por estimulación eléctrica y se confirmasen sus funciones por ablación, la eliminación de grandes partes de los hemisferios cerebrales producirían graves defectos de movimiento, sensación e inteligencia. Pues bien, Goltz, experimentando en perros a los que ha extirpado la corteza frontoparietal, demuestra que no ocurre así: junto a las alteraciones de movimiento y de sensibilidad general, observa tres tipos de fenómenos conectados entre sí y diametralmente diferentes a los que siguen a la ablación de la corteza posterior: 1) excitación general; 2) falta de control y de autodominio; y 3) movimientos reflejos, violentos e irresistibles, por falta de función inhibidora. Su causa parece estar en la sección de las fibras que unen el bulbo raquídeo y la médula espinal con esta zona cortical, suprema reguladora de los reflejos; se disminuye su potencia inhibidora, y la solución continua de los haces se opone a que el resto del cerebro actúe inhibiendo. Goltz concluye que es precisamente la corteza cerebral en toda su extensión el órgano de las funciones psíquicas superiores, especialmente de las que constituyen la inteligencia, entendiendo por tal la facultad de reflexionar sobre las percepciones sensitivas en vista a actuar de manera adecuada para conseguir un fin.

Toda lesión cortical ataca las funciones superiores en proporción directa a la cantidad de superficie afectada, aunque añade que los desórdenes intelectuales son incomparablemente mucho más serios tras extensas lesiones de ambos lóbulos occipitales que tras la ablación de los dos frontales. Así pues, para Goltz (1888), todo el cerebro es punto de partida en

esas manifestaciones elevadas de la vida psíquica que denominamos inteligencia, pensamiento, sentimiento, pasión, voluntad, etc., siendo imposible localizarlas en partes determinadas porque son funciones de conjunto.

Las ideas expresadas por Goltz parecen confirmadas en 1884 por J. Loeb, quien defiende la teoría de que el encargado de las funciones psíquicas superiores es todo el cerebro en su conjunto. La parte anterior se encarga de inhibir voluntariamente los estímulos que van a los músculos, mientras que la posterior se dedica a la dinamogenia o a la inhibición de estímulos provenientes de los órganos sensoriales. De ahí que los animales sin lóbulo frontal presenten un enorme aumento de las actividades musculares y genitales, mientras que los animales con ablación de la corteza posterior permanecen extraordinariamente tranquilos (Loeb, 1884; 1889).

Polimanti, tras poner de manifiesto la poca exactitud de muchos experimentos -o no extirpan todo el lóbulo frontal o lesionan también otras partes cerebrales- y lo atrevido que resulta aplicar sin más al hombre hechos observados en animales inferiores, especialmente sobre sus manifestaciones intelectuales y psíquicas, cuando varía incluso la misma estructura anatómica cerebral, presenta sus resultados: «al menos en los monos, los lóbulos frontales no tienen una influencia tan destacada sobre las manifestaciones psíquicas como para autorizarnos a concebirlos como la sede de las manifestaciones psíquicas superiores» (Polimanti, 1906).

Polimanti (1906), entiende por inteligencia la suma o resultado de las actividades sensomotrices de todos los elementos nerviosos que forman el sistema nervioso central, de todo el cerebro en funcionamiento armónico regular, y concluye que, «al menos en los monos», las condiciones de su producción se encuentran no sólo en él, sino en todo lugar de la economía animal; todo centro o ganglio del mielencéfalo es al mismo tiempo inhibidor e inhibido. Las alteraciones de la inteligencia se deben más a la falta de armonía en el funcionamiento cerebral que a que haya zonas cerebrales restringidas como órgano de la inteligencia .

Flourens y lo que llegó a ser su teoría holística de la equivalencia de todas las partes del cerebro, predominante allá por 1870, fomenta la aparición de investigaciones que denuncian los excesos del localizacionismo. Cosntantin von Monakow (1855-1930), tras estudiar las conexiones tálamo-corticales y fundamentar morfológicamente las observaciones de Munk, se dedica a investigar la localización cerebral y sus posibles implicaciones filosóficas, éticas y morales (Minkawski, 1931; Winkler, 1923). Introduce un nuevo elemento referido al problema de la localización cere-

bral: la importancia del factor tiempo en su análisis; lo llama localización cronogénica de funciones, para distinguirla de la localización geométrica de los síntomas. También nos deja la teoría de la diásquisis o *shock* nervioso transitorio, que reemplaza la inhibición irritativa de Goltz: insiste en la distinción fundamental entre los síntomas transitorios producidos por la diásquisis, que producen efectos remotos en lesiones cerebrales, y los síntomas residuales, mucho más importantes en el diagnostico regional del cerebro (Monakow, 1911). Rechaza la localización de funciones en áreas bien determinadas, aunque admite la localización de síntomas. Duda sobre la posibilidad de localizar procesos mentales, opinando más bien que son actividades de toda la corteza cerebral.

Por último, von Monakow intenta conocer las bases biológicas de la conciencia moral y de otras facultades humanas, incluyéndolas dentro de las manifestaciones fundamentales del organismo viviente (Monakow, 1914).

3. LA APORTACIÓN DE LOS MAPAS CEREBRALES

Los importantes descubrimientos histológicos de finales del siglo XIX, y en especial la aportación de Santiago Ramón y Cajal (1852-1934), significan un gran avance en el estudio de la estructura cerebral.

Las dos corrientes principales de investigación -la localizacionista y la histórica- convergen en su objetivo: buscar una posible correlación entre forma y función. Se construyen mapas cerebrales que definen su forma y función tras un estudio microscópico de la estructura de cada área y de la arquitectura de células y fibras. Así tenemos la mielogénesis, la citoarquitectura y la mieloarquitectura cerebrales.

3.1. La mielogénesis: Flechsig

En 1896, Paul Emil Flechsig (1847-1929), basándose en la mielogénesis de los hemisferios cerebrales, afirma que la inteligencia tiene más de un órgano.

Su método consiste en estudiar la diferenciación histológica de las fibras mielinizadas, observando los tiempos de mielinización a lo largo del desarrollo del tejido nervioso. Se basa en el hecho de que las fibras reciben la mielina en distintas etapas de crecimiento, variables según las distintas partes del sistema nervioso que estén desarrolladas. Así se pueden identificar grupos de fibras y sus áreas corticales dependientes, siguiendo un orden cronológico de desarrollo, siempre que la mieliniza-

ción esté completa [Vogt critica el valor fisiológico fundamental que pretende dar Flechsig a la mielogénesis al decir que la evolución histológica de las células (citogenia) y de las fibrillas (fibrologenia) es paralela a la de las fibras mielinizadas en las distintas regiones corticales (Flechsig, 1896)].

Flechsig elabora un mapa cortical con una serie de áreas según sus sistemas funcionales: «Cada área posee una especial posición anatómica y también una especial importancia funcional. Para gran número de áreas esto puede ahora probarse de manera absoluta. La objeción de que el reconocer 36 "órganos" diferentes en la corteza significa una vuelta a la frenología de Gall, y otras objeciones similares pueden rechazarse con una simple referencia al hecho de que la parcelación mielogenética de la superficie cerebral fue lo primero que hizo tangibles y comprensibles los datos anatómicos para la solución científica de los problemas planteados y que reveló los puntos de diferencia que hasta entonces no habían sospechado», (Flechsig, 1900).

Afirma que sólo un tercio del cerebro humano está en relación directa con los nervios sensitivos o motores –en 1920 descubre las áreas corticales de proyección sensomotora y de asociación, y que la función completa del tracto corticoespinal ocurre solamente cuando la mielinización es completa- y que el resto se dedica a asociar los centros sensitivos entre sí (Figs. 1-3 y 1-4). Estos centros de asociación, a los que denomina órganos de la inteligencia, son varios: uno, anterior o frontal; otro, insular, y, finalmente, el gran centro de asociación posterior, parieto-occipito-temporal (Flechsig, 1901).

El centro frontal comprende la mitad anterior de la primera circunvolución, la mayor parte de la segunda y el *gyrus* recto, y en él están los verdaderos componentes de la conciencia de la personalidad y los más fuertes reguladores del comportamiento en la vida. Su enfermedad acarrea debilidad psíquica, caracterizada por deficiencias en el campo de las sensaciones superiores, componentes de la personalidad espiritual, corpórea y de desarrollo del juicio. Como fenómenos de estímulo se presentan hiper e hipocompresiones y finalmente se llega al aniquilamiento de la conciencia de la personalidad, con una total falta de interés, incapacidad de autodominio y debilidad de juicio. En el enfermo puede faltar todo poder asociativo de las representaciones externas con las de la propia persona, o viceversa, de la conciencia de la personalidad con las impresiones externas (falta de la apercepción activa). Con la disminución de la energía del centro asociativo frontal falta probablemente un influjo inhibidor, que quizá manipulan las células propias de este centro sobre las de la esfera sensomotora.

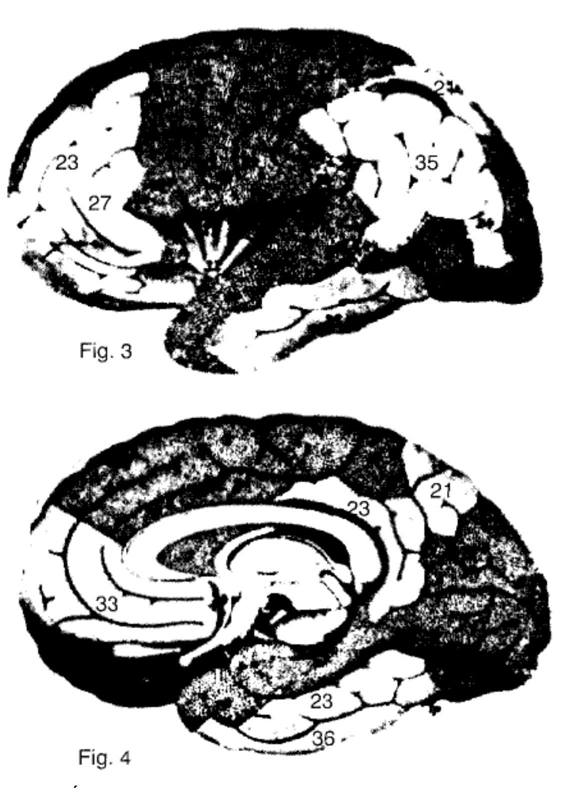


Figura 1-3, Flechsig: Áreas de asociación con zonas intermedias o limitantes con fibras cortas (14 y 16 hasta 33) y zonas terminales o centrales con fibras largas (34, 35 y 36) (1904, figs. 3 y 4).

Junto con estos factores de la memoria, la región frontal se caracteriza también por la asociación de las sensaciones olfativas. Las personas de más talento tienen el cerebro frontal más desarrollado y con más circunvoluciones que los centros de asociación posterior. Uno de sus principales oponentes fue Bianchi, quien rechazó sus conclusiones relativas al lóbulo frontal.

Como vemos, hay una gran diferencia entre esta teoría y las de Ferrier y Wundt, comentadas anteriormente. Mientras éstos explicaban la actividad del lóbulo frontal como pensamiento, atención, conciencia e inhibición de los movimientos, Flechsig localiza en él un centro especial de asociación para todas las sensaciones que vienen de la periferia del cuerpo: el lóbulo frontal sería el substrato de la conciencia de la personalidad y de las sensaciones éticas superiores (Flechsig, 1896).



Figura 1-4. Flechsig: Áreas con fibras de proyección primaria, sensorial (1, 2, 4 hasta 8 y 15), y áreas sin dichas fibras (3 y 9 a 13), de función desconocida (1904, figs. 5 y 6).

3.2. La citoarquitectura: Campbell, Brodmann, von Economo

Podemos encontrar pioneros de la citoarquitectura a mediados del siglo pasado: Rudolf Berlin (1833-1897), que es su iniciador, al sugerir, ya en 1858, la existencia de seis capas en la isocorteza humana, células de distinto tipo y tamaño y una clarificación en unas cuantas variedades comunes: células piramidales, pequeñas e irregulares o granulares y husiformes; Vladimir Alexewitsch Bets (1834-1894), conocido por su descubrimiento de las células piramidales, con función motora, en la cuarta capa cortical de Meynert de la circunvolución precentral, pues reconoce dos áreas -motora y sensitiva- y ordena el material «en orden topográfico» (Bets, 1874); y Cari Hammarberg (1865-1895), que es el primero

que indica las precisas diferencias histológicas entre las áreas motoras y las sensitivas de la corteza cerebral (Hammarberg, 1893).

Pero cuando realmente se inician las investigaciones sobre la arquitectura cerebral es en 1903, año en que se publican los informes preliminares de los trabajos de Campbell, Brodmann y Vogt.

Alfred Walter Campbell (1869-1937) hace uno de los primeros y mejores estudios comparados sobre la citoarquitectura de la corteza cerebral de los antropoides. Inspirado en las teorías de Flechsig, intenta «fomentar el establecimiento de una correlación entre función fisiológica y estructura histológica» (Campbell, 1905), diferencia cinco áreas (precentral, postcentral intermedia, frontal, prefrontal y límbica), reconoce 20 regiones en el cerebro humano y describe, de manera combinada, su cito y su mieloarquitectura.

La contribución de Korbinian Brodmann (1868-1918) a la historia comparada cerebral es inmensa; su trabajo sobre la citoarquitectura de los mamíferos, su concepto sobre el aumento de la diferenciación durante la evolución y su diferenciación de la corteza cerebral humana en seis capas y 52 campos, aún están vigentes hoy día. Profundiza en lo sugerido por Berlín, integrando ideas sobre el influjo filogenético -ontogenético con una serie de teorías relativas a la estructura del cerebro adulto normal y patológico.

Por una parte, investiga sobre las capas celulares de la corteza cerebral en los distintos mamíferos (citoarquitectura comparada) y concluye que existen seis estratos, a saber: molecular, granular externa, piramidal, granular interna, ganglionar y multiforme.

Por otra, basándose en las diferencias citoarquitectónicas, divide la superficie cerebral de los distintos mamíferos (localización comparativa y topográfica de la corteza cerebral) en 52 campos reunidos en once regiones homologas: postcentral, precentral, frontal, insular, parietal, temporal, occipital, cingular, retroesplenial, hipocampal y olfatoria. En concreto, reserva al lóbulo frontal los campos 4 o circunvolución precental; 6 y 8, premotoras; 44 *opars triangularis* de la circunvolución frontal inferior; y 9,10,11, 46 y 47, terciarias superiores (Brodmann, 1909) (Fig. 1-5). Leyendo su famoso libro sobre localización cerebral (1909), se observan reiteradas referencias a conceptos y técnicas experimentales que se desarrollaron mucho después, como por ejemplo, las representaciones múltiples de áreas funcionales, la anatomía química del cerebro, o su ultraestructura.

En 1907, G. Elliot Smith (1871-1937) llega a una división casi idéntica y casi tan detallada como la de Brodmann, observando sólo las diferencias macroscópicas de la mieloarquitectura cerebral. Encuentra 17 áreas diferentes en el lóbulo frontal.

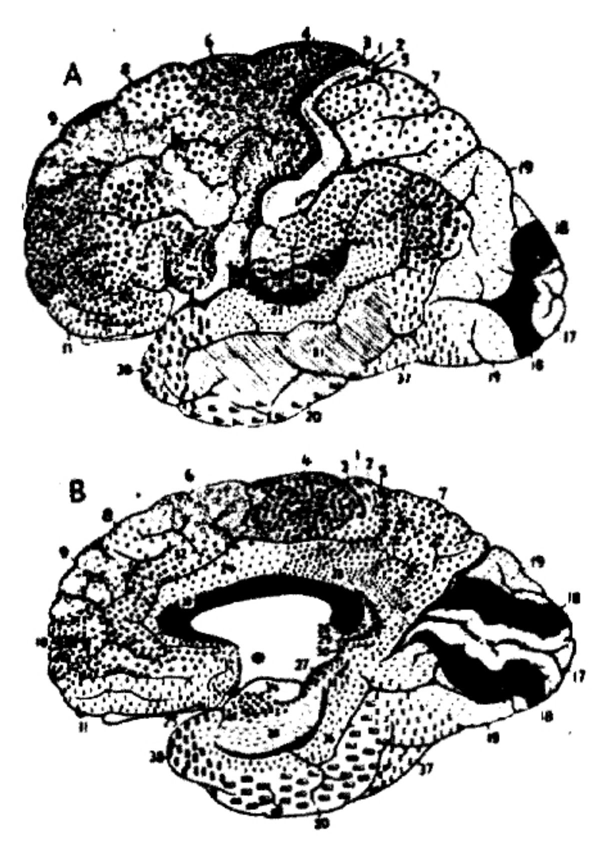


Figura 1-5. Brodman: Campos corticales de las superficies lateral y medial del cerebro humano (1908, pág. 236).

Años más tarde, Constantin von Ecónomo (1867-1931) amplía y modifica los mapas de Campbell y Brodmann en un monumental trabajo donde describe cinco capas fundamentales –en vez de las seis de Brodmann– e indentifica más del doble de campos diferentes; en concreto, 109 (Ecónomo, Koskiras, 1925).

3.3. La mieloarquitectura: Vogt

Quienes investigan con mayor extensión sobre la correlación entre la morfología y la función cerebral son Oskar Vogt (1870-1959) y su esposa, Cecile (1873-1962). Estudian principalmente las fibras mielinizadas del cerebro -mieloarquitectura- y su relación con las neuronas corticales

–citoarquitectura–, tema este último que delegan en su discípulo Brodmann, quien, como acabamos de ver, lo investiga en el mono. Detallan más aún el mapa de Brodmann y proponen subdividir algunas de sus áreas, convencidos de que las diferencias fisiológicas se reflejan en la estructura de las aproximadamente 200 áreas descritas (Haymaker, 1953).

Ante la necesidad de un mapa anatómico que sirva de orientación al fisiólogo y al clínico, van planteando las distintas posibilidades: una división fibrosistemática (estudiar los diferentes sistemas de fibras y dividir la corteza según sus conexiones con ellas) o una división estructural (estudiar la propia estructura cortical y dividirla según las variaciones observadas). La gran dificultad de establecer de manera exacta todas las diferencias fibrosistemáticas les lleva a inclinarse por la segunda posibilidad, que, a su vez, se puede estudiar siguiendo un método genético, según su diferenciación histológica –citogenia, fibrilogenia o mielogenia–, o un método arquitectural, limitándose a la estructura presentada en edad adulta. Tras negar la importancia de los métodos genéticos –critican fuertemente a Flechsig (Vogt, 1910)-, eligen los métodos arquitecturales: la citoarquitectura, que estudia el número, la dimensión y la forma de las células, y la mieloarquitectura, que mide la estratificación, el número y el espesor y la dirección de las fibras.

Hacen una descripción corta pero muy detallada de la mieloarquitectura cerebral, presentando un esquema fundamental con seis capas principales, al igual que hace Brodmann con las células, a cada una de las cuales dan una forma especial característica de una región determinada. Las capas son las siguientes: primera o tangencial (se corresponde con la zonal de la citoarquitectura; segunda o disfibrosa (granular externa); tercera o supraestriada (piramidal); cuarta o estría externa de Baillarger (granular interna); quinta subdividida en intraestriada y estría interna de Baillarger (ganglionar), y sexta o limitante (multiforme).

Este esquema fundamental varía en su desarrollo, en su estructura o en la longitud de los haces radiados, según la región cerebral, siendo de destacar que «nunca se produce una sola variación aislada, sino que siempre hay un cierto número de variaciones que se hacen simultáneamente en el mismo sitio» (Vogt, 1910).

En sólo el lóbulo frontal distinguen 66 campos. Y es que las capas mieloarquitectónicas son mucho más numerosas que las citoarquitectónicas, pueden modificarse con independencia de las demás, y la mayor parte de ellas pueden distinguirse macroscópicamente y con una técnica más sencilla (Vogt y Vogt, 1919).

La parcelación hecha por los Vogt en monos, Foerster (1873-1941) la traslada al cerebro humano empleándola para presentar experiencias clí-

nicas sobre la estimulación eléctrica de la corteza cerebral (Foerster, 1936); y Strasburger, la elabora publicando dibujos de cada tres áreas, pero de no fácil lectura (Strasbruger, 1937).

A pesar de la fundamental aportación de los Vogt al conocimiento de la corteza cerebral, su obra no ha trascendido a uso general por no ir acompañada de dibujos de los distintos campos, al contrario de los excelentes presentados por Campbell, por diferenciar algunas veces los campos sólo por un rasgo o un nombre latino, y sobre todo porque las investigaciones más recientes tienden a mostrar que una parcelación tan detallada no siempre está justificada.

4. TENDENCIAS ACTUALES SOBRE LA LOCALIZACIÓN CEREBRAL

Los grandes avances en el conocimiento de la anatomía cerebral y de las modernas técnicas histológicas muestran tres principales campos de investigación que no haremos sino mencionar en estas páginas:

1. Los *estudios sobre arquitectura cortical,* cuyo objetivo es identificar áreas específicas en forma y función. Parecen confirmar la estructura laminar del cerebro, descrita por Baillarger y Meynert, y el esquema de seis capas propuesto por Brodmann, diferenciándose aproximadamente 200 campos, más por el número de capas que por el tamaño, tipo y número de células: estudios citrato y mieloarquitectónicos de Friedrich Sanides (Sanides, 1962), J. Droogleever Fortuyn (Droogleever Fortuyn, 1963) y A. Hopt (Hopt, 1956); angioarquitectónicos de Pfeifer (Pfeifer, 1928) y quimioarquitectónicos de Pope (Brodal, 1962).

2. Las *observaciones clínicas* y terapia de tumores cerebrales -por ejemplo, la lobotomía (Rylancler, 1939)- también ayudan en gran manera a conocer la localización cerebral. No obstante, el hecho de que regularmente se presenten unos desórdenes determinados sólo nos dice que las áreas lesionadas intervienen de alguna manera en la función, pero no nos permite concluir que ésta se localice allí. En otras palabras, no hay localización de funciones, sino funciones desordenadas; sólo se localizan las lesiones (Riese, 1959).

3. Los estímulos eléctricos -y en especial el descubrimiento de las ondas cerebrales- han abierto una nueva era en la historia de la localización cerebral. Es Catón quien, primero observa, en 1875, con un simple galvanómetro, que la corteza produce cambios espontáneos de potencial eléctrico, relacionándolos con la actividad funcional del sistema nervioso. Su difusión ha de esperar aún medio siglo hasta que Hans Berger, en

1924, registra variaciones rítmicas de potencial aplicando los electrodos sobre la bóveda craneal de un joven trepanado (Berger, 1929). La historia de la electroencefalografía pasa del descubrimiento de la onda espontánea hasta el estímulo de actividades eléctricas en el cerebro, desde el animal al hombre, desde los métodos meramente descriptivos hasta los principios explicativos de la actividad nerviosa y del diagnóstico regional (Gibbs y Gibbs, 1950).

Wilder Penfield (1891-1975) explora campos de mayor importancia dentro de la neurología clínica y, a través del E.E.G. y de métodos neuropatológicos, examinando enfermos con heridas cerebrales y epilepsia postraumática, establece unos mapas de zonas funcionales de gran significado práctico. Distingue zonas específicas, sensitivas y motoras, y zonas generales o áreas de asociación, que no están obligadas a efectuar funciones relacionadas con una particular modalidad sensitiva o motora, sino que reciben información de los distintos órganos sensoriales y de otras zonas de asociación del encéfalo, información que es modificada facilitándose o inhibiendo las distintas funciones (Penfield, 1958; Penfield, Boldrey, 1937).

5. RESUMEN

La historia de la investigación cerebral nos presenta teorías muy variadas. Más aún, muchos trabajos experimentales aportan datos que parecen interpretarse a veces de manera contradictoria.

1. Los intentos de localización de funciones cerebrales son una respuesta a los intentos, permanentes en la historia del pensamiento humano, de solucionar de alguna manera el problema de la relación alma-cuerpo.

2. La localización cerebral se basa -y es Gall el primero que lo sugiere en 1810– en la suposición de que hay un número limitado de funciones mentales elementales y otro -igualmente limitado- de órganos cerebrales y de que ha de existir alguna relación entre ambos.

3. Para determinar la relación entre funciones y órganos cerebrales, y más en concreto entre los procesos psíquicos y el lóbulo frontal, se han empleado métodos de investigación muy diversos. Podemos agruparlos en tres amplias direcciones:

a) Estudios anatómicos sobre diferencias macromorfológicas (frenología de Gall y Spurzheim y descubrimiento de Maynert) y microestructurales (mielogénesis de Flechsig y mapas cito y mieloarquitectónicos de Campbell, Vogt, Brodmann y von Económo) de la arquitectura cortical.

b) Observaciones clínicas y de neurofisiología experimental (ablaciones corticales de Flourens y Goltz y experimentos de Munk y Bianchi); y

c) Estímulos mecánicos y eléctricos (descargas eléctricas de Rolando, experimentos de Hitzig y Fritsch y las aportaciones electroencefalográficas de Berger).

4. Unos intentan localizar las distintas funciones en zonas específicas del cerebro; en concreto, las funciones psíquicas, cuando no la entera personalidad, se localizaría en el lóbulo frontal. Otros defienden que dichas actividades psíquicas se distribuyen por toda la corteza. Y no faltan quienes postulan una postura claramente antilocalizacionista.

Las múltiples opiniones sobre el tema pueden agruparse en dos tendencias principales:

a) Los partidarios de la localización cerebral, que hacen de la corteza un mosaico funcional (Gall y Spurzheim, Rolando, Bouillard, Broca, Meynert, Hitzig y Fritsch, Ferrier, Bianchi y Wundt); y

b) Los partidarios de que todos los procesos psíquicos activan el cerebro en totalidad, funcionando la corteza como un todo (Flourens, Munk, Goltz, Loeb, Polimanti y von Monakow).

5. Ambas posturas parecen aceptables, en cuanto que las modernas técnicas cerebrales sugieren que la especialización regional de funciones relativamente simples no es antagónica, sino complementaria, desde el punto de vista unitario de una conducta compleja en el hombre.

6. Aunque el concepto de localización estricta puede ser, en parte, erróneo -el fallo de una determinada organización funcional se compensa por el aumento de otra función cortical o incluso de partes tales como el tronco cerebral, el diencéfalo y el cerebelo (Kleist, 1934)-, su defensa ha contribuido en gran medida al diagnóstico y tratamiento de procesos patológicos cerebrales (Ramírez, 1974).

2

La organización funcional de la neocorteza

1. LA POLÉMICA LOCALIZACIONISMO-HOLISMO Y LA NECESIDAD DE SU REPLANTEAMIENTO

El interés científico en conocer el papel jugado por el cerebro en el desarrollo de los procesos psíquicos no es nuevo en modo alguno. Desde que Flourens, en el ya lejano 1824, empezó a estudiar los aspectos jerárquicos de la organización cerebral, los intentos de explicación de los fundamentos biológicos de la compleja experiencia psíquica –el cómo actúa el cerebro– se han visto reflejados en la tan conocida polémica entre los partidarios del mosaico y los de la unidad funcional de la corteza cerebral.

Para unos, los localizacionistas, cada proceso psíquico sería resultado de la función de un área específica estrictamente localizada. Así se van describiendo «centros» para las funciones más diversas: para las imágenes motoras de las palabras (Broca, 1861), para sus imágenes sensoriales (Wernicke, 1874), e incluso un centro para conceptos, que estaría localizado en el lóbulo parietal inferior izquierdo (recuérdese la propuesta de Gall de que las propiedades psicológicas y caracterológicas de la personalidad estaban representadas en diferentes áreas cerebrales). La creencia de que de tal manera ya estaba solucionado el problema de las relaciones entre la estructura cerebral y la actividad mental, se refleja en el número creciente de mapas funcionales de la corteza que van publicando entre 1880 y 1930.

Para otros, los holistas, los procesos psíquicos serían más bien resultado de la acción del cerebro en su conjunto. Más que la localización, lo importante en el funcionamiento psíquico sería la cantidad de tejido cere-

bral participante. Así, Hughlings Jackson afirma que la organización cerebral de un proceso mental varía de acuerdo con la complejidad de dicho proceso y su representación en el cerebro, y que lesiones circunscritas a un área particular nunca causan una pérdida completa de la función; a modo de ejemplo, nos relata la paradoja de un enfermo que se siente incapaz de responder a la orden: «Diga la palabra "No"» pero poco después, sin embargo, añade: «No, no puedo hacerlo». Von Monakow (1914), Head (1926) y Goldstein (1926), aun sin negar la localización cerebral de funciones elementales, como puedan ser las sensoriales o las motoras, sí dudan de la estrecha localización de actividades mentales complejas –von Monakow habla de las «semánticas», y Goldstein de los «comportamientos categóricos»–, las cuales provendrían más bien del cerebro en su conjunto; serían de «naturaleza espiritual».

Hoy día se piensa que la estructura y la organización cerebral es más uniforme de lo que antes se creía (Powell, 1981). No parece lógico pensar que procesos psíquicos complejos puedan ser función directa de áreas cerebrales muy concretas. La función de un área cortical dependería más bien de su posición dentro de un circuito funcional concreto (Creutzfeld, 1977) y de las diferencias entre sus conexiones y, especialmente, de la variación en la proporción de vías corticales y subcorticales (Rockel, Hiorns, Powell, 1980). En otras palabras, la corteza cerebral actuaría a modo de filtro espacio-temporal no lineal con propiedades adaptativas (memoria).

Luria (1979), por su parte, sugiere que las posibles estructuras participantes en los procesos funcionales complejos habrían de estar condicionadas en parte por mediadores externos. Así, el papel jugado por un área en la organización de un sistema funcional complejo cambiaría en el curso del desarrollo ontogénico del individuo. Por ejemplo, mientras que las áreas sensoriales de la corteza permiten el desarrollo de procesos cognitivos en el niño –una lesión visual en edad temprana puede acarrear también un pobre desarrollo de la cognición y del pensamiento–, tal función desaparece en el adulto, cuando la cognición se hace menos dependiente de la información sensorial y se ve influida por otros sistemas funcionales ya desarrollados. Al lector interesado le remitimos, entre las múltiples revisiones existentes de la secular polémica sobre las funciones del sistema nervioso central, a unas nuestras (Ramírez, 1976 y 1983), y al relato autobiográfico del mencionado neuropsicólogo soviético, publicado postumamente (Luria, 1979).

Los datos aportados por una serie de técnicas recientes, tales como el desarrollo de las técnicas electrofisiológicas y el éxito del análisis cuantitativo de solución de problemas en primates, incitan al replanteamiento del problema de las relaciones entre cerebro, conducta objetiva y expe-

riencia subjetiva (Pribram y Ramírez, 1980 y 1981). La moderna electrofisiología, por ejemplo, pone en tela de juicio la validez de conceptos previos elaborados basados en técnicas puramente neuroanatómicas; y la mera investigación clínica en pacientes con lesiones cerebrales (Ramírez, Gadow, Aksanski, 1976; Ramírez, Aksanski, Boenicke, 1977; Ramírez, Boenicke, Aksanki, 1977, a modo de ejemplo) ve cuestionada la validez de alguno de sus resultados a la luz de la investigación experimental en primates no humanos. Tal replanteamiento, basado principalmente en datos aportados por el Laboratorio de Neuropsicología de Stanford, donde han investigado los autores de este libro, será el objetivo de las presentes líneas.

2. AMBIGÜEDADES TERMINOLÓGICAS EN EL MODELO TRANSCORTICAL DE FLECHSIG

A finales del siglo pasado, Flechsig (1896), basado en la información anatómica entonces disponible, propuso una teoría general sobre el funcionamiento cerebral que ha venido aceptándose hasta nuestros días en toda conceptualización neurofisiológica. En pocas palabras, puede resumirse así: la corteza «sensorial» recibe la información exterior; la transmite a la corteza «asociativa», donde se «elabora» y «asocia» con otros acontecimientos previamente almacenados; y desde aquí se transmite a la corteza «motora», principal mecanismo efector de toda actividad cerebral (Fig. 2-1).

Según Lynch (1980), el clásico modelo de Flechsig no puede seguir manteniéndose, pues además de inexacto, incita a incurrir en una serie de confusiones y ambigüedades de no poca importancia. Veamos algunas de ellas.

La organización de las áreas receptoras sensoriales muestran tal complejidad topográfica –hay áreas I, II y III– que no se sabe ya con exactitud a cuáles se refieren las llamadas «áreas de proyección». Más aún, incluso se ha sugerido llamar «áreas de proyección secundaria» a las clásicamente denominadas «áreas de asociación», en cuanto que reciben proyecciones subcorticales talámicas (Sperry, 1974). El concepto de «área de asociación» implica su carácter polisensorial: en ellas convergen vías con estímulos procedentes de diversas áreas «sensoriales», como se ha observado en gatos. Datos obtenidos en primates, sin embargo, muestran que sus «áreas de asociación» son monosensoriales, específicas de los distintos sentidos. Por último, como comentaremos más adelante, las funciones «asociativas» del sistema nervioso central no son exclusivas de las llamadas «áreas de asociación», sino que también radican en otros puntos subcorticales.

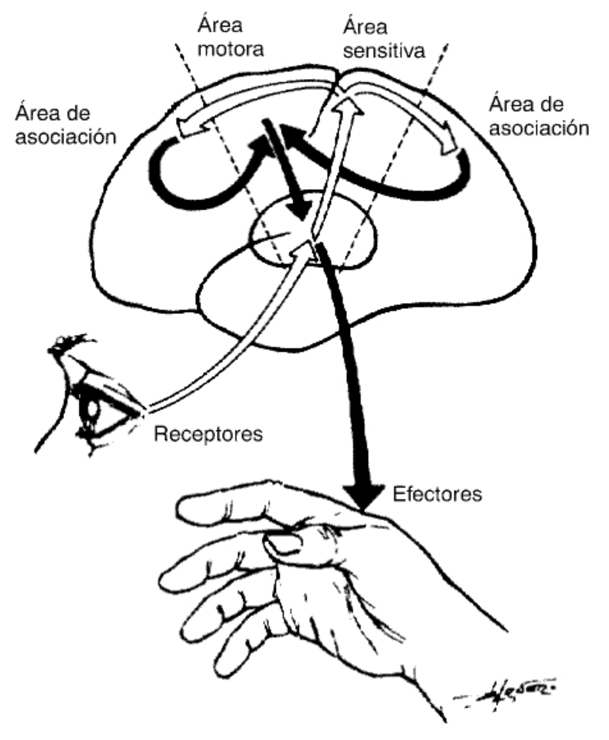


Figura 2-1. Modelo de organización funcional de la corteza de P. Flechsig.

Estas consideraciones nos invitan a sustituir esta terminología utilizada tradicionalmente en la literatura por otra que se nos antoja menos ambigua y que tomamos prestada de Rose y Woolsey (1949), quienes dividen los núcleos talámicos en dos tipos: 1) extrínsecos, los que reciben las grandes vías aferentes extratalámicas, y 2) intrínsecos, cuyas principales vías aferentes provienen del propio tálamo. La utilización de técnicas tales como degeneración retrógrada de neuronas talamicas tras resección cortical, tinción de plata y autorradiografía (p. ej. Chow y Pribram, 1956, y Creutzfeldt, 1981), muestran una continua proyección topológica del tálamo sobre la neocorteza, permitiendo diferenciar en ésta, de acuerdo con sus conexiones con los núcleos intrínsecos y extrínsecos del tálamo: 1) sectores extrínsecos, conectados con los núcleos extrínsecos (núcleos

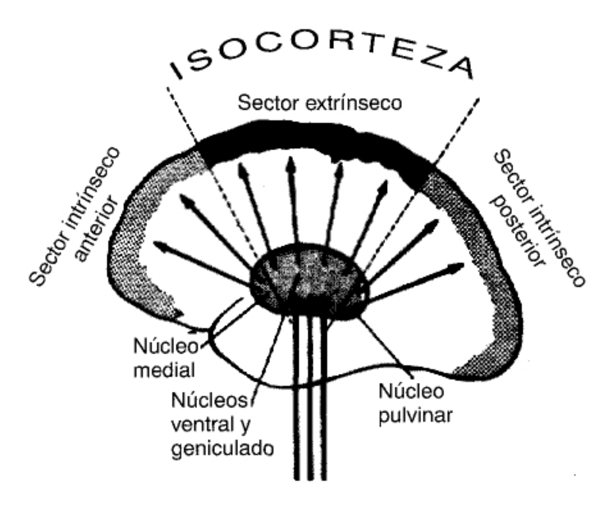


Figura 2-2. Esquema de la división del neocórtex en sectores intrínsecos y extrínsecos, basados en sus conexiones con los núcleos del tálamo

geniculado y ventral), y que se corresponden esencialmente con las «áreas de proyección» sensorial y motora, y 2) sectores intrínsecos, conectados con los núcleos talámicos intrínsecos (núcleo medial y pulvinar, que se corresponden, con alguna salvedad, con las «áreas de asociación» y se subdividen, a su vez, en: *a)* sector anterior o frontal, que se extiende hacia los polos frontal y temporal, y *b)* sector posterior o parieto-temporo-occipital, situado en la convexidad cerebral posterior, entre las áreas de proyección sensorial, del sector extrínseco (Figs. 2-2 y 2-3).

Pues bien, utilizando esta clasificación de la neocorteza o de su sinónimo isocorteza, si se prefiere la terminología sugerida por Pribram, intentaremos mostrar: que los sectores extrínsecos presentan por doquier un solapamiento de las vías aferentes y eferentes, en contra de lo enunciado por Bell (1825) y Magendie (1843); y que los sectores intrínsecos no se equiparan necesariamente a las «áreas de asociación» mencionadas en el casi secular modelo de Flechsig (1896).

3. FUNCIONAMIENTO DE LOS SECTORES EXTRÍNSECOS

La diferenciación entre mecanismos motores y sensoriales no es tan sencilla como permite sugerir la ley de Bell-Magendie. Su definición de lo sensorial en términos de vías aferentes procedentes del asta dor-

sal de la médula espinal, y de lo motor en términos de eferentes al asta ventral, no puede aceptarse hoy día como explicación adecuada del funcionamiento cerebral. En todos los sectores extrínsecos se observa un marcado solapamiento entre las vías de entrada y las de salida: 1) la información sensorial, *a)* procede no sólo de los «receptores» cutáneos, sino también de los «efectores» masculares, y *b)* a través del tálamo va no sólo a las «áreas sensoriales» post-rolándicas, sino también a las «áreas motoras» pre-rolándicas (Malis, Pribram y Kruger, 1952); y 2) los efectos motores, por su parte, *a)* proceden no sólo de las «áreas motoras» pre-centrales, sino también de las post-centrales, y *b)* van tan-

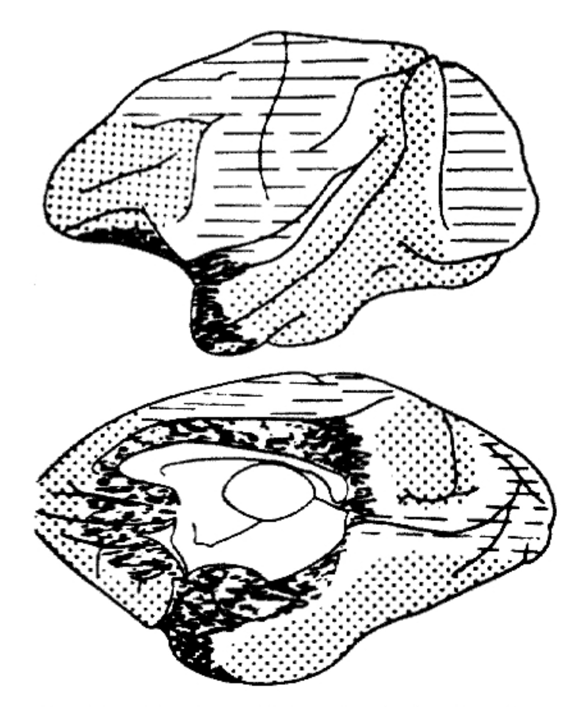


Figura 2-3. Diagrama de las superficies lateral (arriba) y medial (abajo) del hemisferio cerebral de mono mostrando la allo-iuxtacorteza (sombreado), la isocorteza intrínseca (punteado) y la isocorteza extrínseca (rayado), según Pribram y Kruger (1954), quienes clasifican la corteza cerebral, según pasen o no por una etapa embrionaria de seis capas celulares, respectivamente, en: 1) «isocortex», que corresponde a la zona dosolateral y logra su máximo desarrollo filogenético en animales microsmáticos, y 2) «allocortex» y «iuxtallocortex», estructuras límbicas mediales y básales, muy desarrolladas en mamíferos macrosmáticos. Las separaciones no están claramente delimitadas.

to a los «efectores» musculares y glandulares, cuanto a los «receptores» sensoriales.

Este solapamiento entre las vías de entrada y de salida no se limita al sistema extrínseco somático, sino que se evidencia también en los mecanismos relacionados con los sentidos especiales: la estimulación de prácticamente cualquier punto de las «áreas sensoriales» produce movimiento: la corteza estriada puede originar movimientos oculares (Walker y Weaver, 1940); el sistema extrínseco auditivo, movimientos auriculares (Bechterev, 1911); la corteza gustativa, movimientos de lengua y masticación (Sugar, Chusid y French, 1948); y las áreas olfatorias muestran efectos respiratorios (Kaada, Pribram y Epstein, 1948). Más aún, prácticamente toda la corteza se ve activada, más o menos directamente, por la información sensorial (Creuztfeldt, 1981) y participa en los movimientos la acción, también más o menos directamente (Foerster, 1936), hecho corroborado por su organización anatómica corticotópica (Kuypers, 1973). Así pues, existen vías de entrada y de salida corticales múltiples y paralelas, todo lo cual nos permite preguntarnos si no es arbitraria la distinción entre corteza motora y corteza sensorial.

Las diferencias de organización interna de las relaciones aferentes-eferentes entre los sistemas nerviosos central y periférico, por tanto, exigen una explicación más precisa que las meras diferencias entre mecanismos motores y sensoriales.

Esta nueva explicación podría entreverse examinando las funciones de las zonas adyacentes a las áreas sensoriales de la corteza. La figura 2-4

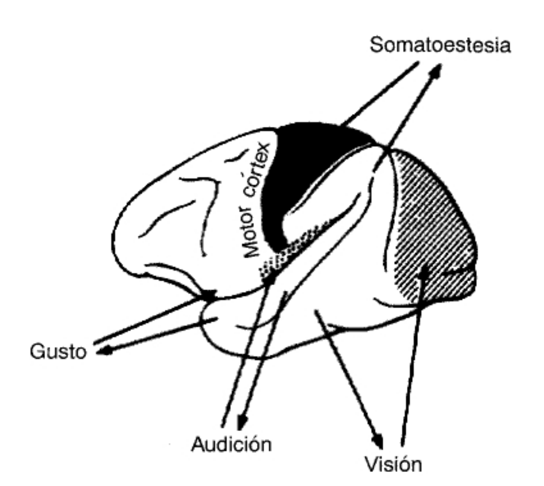


Figura 2-4. Principales áreas sensoriales y parasensoriales de la corteza.

nos muestra la existencia de un cinturón perisensorial esencialmente motor. ¿Cuál podría ser la función de una corteza motora en íntima conexión morfológica con las fibras aferentes de un sentido especial? Ungerleider, Ganz y Pribram (1977), preguntándose cuál es la base para juzgar el tamaño de un objeto a diferentes distancias, observaron que, mientras los monos normales se basaban tanto en la distancia del objeto cuanto en el ángulo visual de su imagen retiniana, tras la resección de la corteza periestriada, es decir, del área motora perivisual, el animal se basaba únicamente en lo último, no valorando la distancia entre el objeto y la retina. Mountcastle y colaboradores (1975) han mostrado también que células de la corteza parietal posterior, adyacente a la corteza periestriada, responden específicamente cuando un mono logra la comida «deseada». La corteza periestriada percibe la constancia de tamaño.

Como hipótesis de trabajo podría generalizarse a los demás sentidos especiales diciendo que las constancias sensoriales, es decir, la percepción de una relación invariable entre organismo y medio ambiente, derivarían todas ellas de operaciones de su respectiva corteza perisensorial. Más aún, dada la similitud de funciones entre las áreas corticales de los sentidos especiales y la corteza somatosensorial, también la corteza «perisomato-sensorial», que no es otra que la llamada «área motora» precentral, proveería de capacidad de respuesta a propiedades constantes en la aferencia sensorial. Los sectores extrínsecos, por tanto, aportarían constancia en la percepción sensorial y en la habilidad motora.

La información de entrada se distribuye ampliamente por los sectores extrínsecos, como se infiere de los ya clásicos experimentos de Lashley (1942) con ratas: tras lesionar hasta el 85 por 100 de la corteza extrínseca visual, la visión permanece prácticamente intacta, mostrándose así la amplia distribución de la información aferente dentro del sistema visual. También aporta datos en favor de tal distribución el estudio de potenciales evocados. Pribram, Spinelli y Kambach (1967) estudiando monos y Roy John (1967) seres humanos, respectivamente, nos ofrecen un ejemplo llamativo: la sola observación de la actividad neuronal evocada (Figuras 2-5 y 2-6) nos permite determinar: *a)* qué está viendo el sujeto (la respuesta personal al estímulo), aunque, en el caso humano, no nos lo quiera decir o incluso pretenda mentirnos; *b)* qué hace o «piensa» hacer: por ejemplo, si cree ver lo que en realidad no ve, por faltar la luz adecuada, sus respuestas evocadas se corresponderán, no a lo que realmente ve, sino a lo que piensa que ve (respuesta comportamental); y c) si ha recibido recompensa o cometido un error (respuesta al refuerzo). Estos experimentos, pues, muestran cómo en el sector extrínseco visual se codifican tanto los estímulos ópticos distribuidos ampliamente por dicho

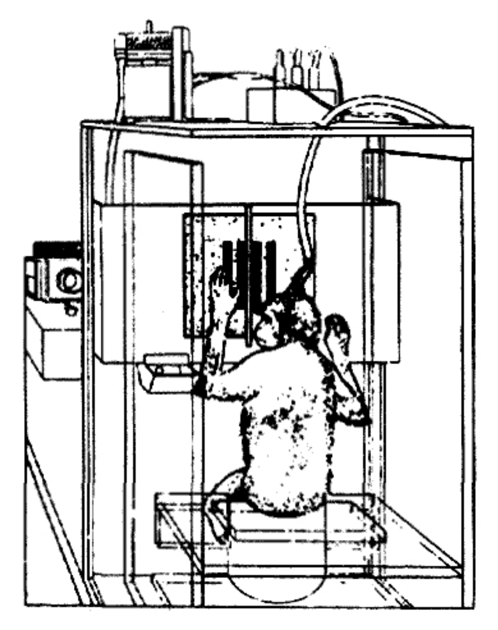


Figura 2-5. El mono ve un círculo o un enrejado en el panel traslúcido. Si aprieta la parte derecha del panel al proyectarse el círculo, o la izquierda al aparecer el enrejado, se le recompensa con un cacahuete junto al codo izquierdo. Electrodos implantados crónicamente registran la actividad neuronal de la corteza visual durante el experimento (Pribram, Spinelli, Kamback, 1967).

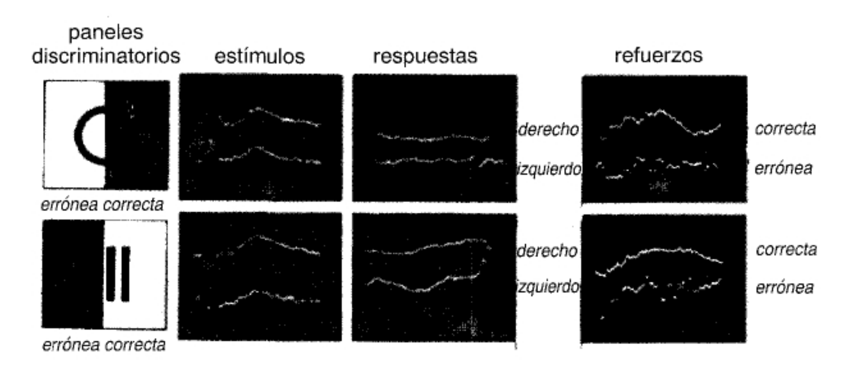


Figura 2-6. Ondas registradas una vez ha aprendido la tarea ilustrada en la figura 2-5, indican si el mono ve un círculo o un enrejado, e incluso revelar por anticipado qué lado del panel va a apretar, es decir, su intención (Pribram, Spinelli, Kamback, 1967).

sistema, cuanto los hechos relacionados con la respuesta y con el refuerzo. La respuesta cerebral, pues, parece correlacionarse con la propia experiencia subjetiva.

¿Cuál es la función de la corteza extrínseca que ha codificado esta experiencia subjetiva? La respuesta la encontramos en la clínica humana: Weiskrantz y colaboradores (1974) extirparon un pequeño angioma existente en la corteza calcarina derecha, precisamente donde se localiza en la especie humana el área 17, sector extrínseco visual. Junto a la esperada hemianopia homónima contralateral, que en la práctica se traducía en una ceguera completa en las pruebas clínicas ordinarias, se observó algo realmente inesperado: su rendimiento visual era bastante bueno, su campo visual, aparentemente ciego, era capaz de localizar grandes objetos y de discriminar grandes figuras geométricas mucho mejor de lo que cabría esperar... Y sin embargo, el paciente insistía en que «no veía nada», sino que sólo «adivinaba las luces». A tal capacidad residual la denominaron «visión ciega». En un trabajo más reciente, Weiskrantz (1980) analiza las distintas variedades de función residual, examinando diferentes dimensiones, tales como forma, detectación, movimiento, orientación y localización espacial, y concluye que tales capacidades residuales –mayor para detectación y localización que para identificación– pueden estar desconectadas del comentario, e incluso del conocimiento del propio paciente; en una palabra, éste puede no ser consciente de dichas experiencias. Así pues, la autoconciencia exige una corteza extrínseca intacta. Si no se relatan resultados similares en la experimentación animal, podría deberse en buena medida a lo difícil que resulta estudiar la autoconciencia en ellos; hoy día ya se sabe que los grandes simios se reconocen a sí mismos ante un espejo (Gallup, 1977).

En conclusión, los sectores extrínsecos de la isocorteza son críticos para las constancias que caracterizan las habilidades motoras y perceptuales y para la autoconciencia.

4. FUNCIONAMIENTO DEL SECTOR INTRÍNSECO POSTERIOR

Todos los sectores intrínsecos de la corteza muestran una especificidad modal en su función, es decir están asociados con sentidos específicos. Por lo que al sector posterior o parieto-temporo-occipital se refiere, la clínica muestra cómo sus lesiones acarrean alteraciones cognoscitivas, es decir, de la capacidad de identificación en los diversos sentidos: agnosia, amnesia, apraxia, afasis sensorial o motora, etcétera.

¿Qué mecanismos participan en a la cognición? Dada la difícil precisión anatómica de las lesiones cerebrales en clínica humana, Karl Pribram emprendió una serie de estudios psicoquirúrgicos en otras especies de primates; tras aplicar amplias baterías de tests psicológicos a monos con lesiones en diversas áreas cerebrales, observó una falta de capacidad de identificación y de discriminación de señales específicas en su modalidad: visual en el área temporal inferior (Blum, Chow y Pribram, 1950), auditiva en la temporal superior (Weiskrantz, 1958; Dewson, Pribram y Lynch, 1969), gustativa en la temporal anterior (Bagshaw y Pribram, 1953) y somestésica en la occipito-parietal (Pribram y Barry, 1956).

Aunque toda lesión en el sector intrínseco posterior dificulta la discriminación, como también ocurría tras lesiones del sector extrínseco, estos efectos difieren de los obtenidos tras lesionar los cinturones perisensoriales extrínsecos. Pribram lo descubrió casualmente en los Laboratorios Yerkes de Florida, cuando estudiaba las deficiencias en la discriminación de dimensiones físicas tras lesiones bilaterales del área temporal inferior en monos; aunque los animales fallaban marcadamente en tests de discriminación visual, cazaban moscas con gran destreza; es decir, cuando no necesitaban elegir, su conducta visual parecía intacta. Esto le sugirió que la variable crucial responsable del déficit discriminatorio tras lesiones inferotemporales habría de ser la capacidad de elección, hipótesis probada posteriormente en su laboratorio: *a)* cualitativamente, el déficit discriminatorio tras lesiones inferotemporales no es tanto la falta de vista (recuérdese su capacidad de ver y cazar moscas), cuanto la falta de identificación del uso de lo que ven; en su déficit parecen intervenir, por tanto, no sólo las condiciones del estímulo sino también todos los determinantes de la respuesta (Mishkin y Pribram, 1954; Pribram y Mishkin, 1955), y *b)* cuantitativamente, los individuos con lesiones inferotemporales muestran una restricción en su campo visual: lo que se limita no es el campo visual, sino el campo de procesamiento de información, es decir, el número de alternativas que puede abarcar simultáneamente (Pribram, 1959).

En resumen, las lesiones en el sector intrínseco posterior producen una verdadera agnosia, es decir, una restricción del número de alternativas o propiedades de la situación problemática que pueden procesarse (Pribram, 1971, 1974), y una disminución uniforme de la capacidad de discriminación, si bien sus defectos muestran una localización sensorial específica. Dicho positivamente, el sector intrínseco posterior es necesario para conocer, es decir, para aprender, recordar y elegir discriminadamente, para atender selectivamente entre alternativas y para identificar el mundo objetivo.

5. FUNCIONAMIENTO DEL SECTOR INTRÍNSECO ANTERIOR

El sector intrínseco abarca la parte anterior de la superficie medial y basal de la corteza cerebral, extendiéndose hacia los polos temporal y frontal, y está definido como proyección cortical del núcleo mediodorsal del tálamo (Guldin, Pritzel, Markowitsch, 1981). Aunque interrelacionado filogenética y ontogenéticamente, muestra áreas citoarquitectónicas diversas (Ramírez, 1976), lo cual hace que resulte en cierta medida sorprendente el efecto unitario sobre la conducta producido por sus lesiones –sea cual sea su localización–, efecto por otra parte muy distinto al de lesiones del sector intrínseco posterior, que acabamos de comentar.

La clínica humana muestra alteraciones en los componentes autónomos de la reacción de orientación: los pacientes con lesiones frontales reaccionan ante toda novedad, sin sentido de orientación (Luria, Pribram y Honskaya, 1964; Kimble, Bagshaw y Pribram, 1965). De ahí la distractibilidad e hiperreactividad asociada al síndrome frontal.

El estudio experimental de monos con lesiones fronto-límbicas muestra déficit de rendimiento en tests de respuesta alternada (con este tipo de tests, cuyas variaciones pueden ser numerosas, el sujeto ha de elegir entre dos objetos alternando su elección en sesiones sucesivas separadas por un intervalo durante el cual ambos objetos desaparecen de su vista; la respuesta correcta, pues, dependerá de la memoria, del recordar la respuesta previa), sea cual fuere la localización de la lesión. No obstante, las variaciones en el test (p. ej., respuesta retardada, *go not go)* permiten reflejar una cierta especificidad modal según su localización (Pribram, Mishkin, Rosvold y Kaplan, 1952): las lesiones dorsolaterales afectan al rendimiento en tareas somatosensoriales (espaciales), las ventrales al de tareas cinestéticas (motoras), las de alrededor del *sulcus arcuatus* a tareas exteroceptivas (visuales y auditivas) y las mediales y orbitales interoceptivas, dadas sus conexiones límbicas (Pribram, 1981).

Mas esta organización funcional topográfica, presente en la corteza intrínseca anterior, está como superpuesta a una función unitaria básica propia del telencéfalo fronto-límbico, y ausente por tanto en el sector intrínseco posterior: las lesiones frontales muestran un fallo en la memoria episódica o a corto plazo, tal como indica su mal rendimiento en tests de respuesta retardada: no fallan las habilidades, ni la discriminación, y apenas se afecta el recuerdo a largo plazo; lo que principalmente falla son los procesos amnésicos a corto plazo (p. ej., no recuerdan el resultado de los ensayos precedentes), es decir, el proceso mediante el que el cerebro lleva a cabo la organización temporal de la conducta (Pribram, 1971).

Mientras la conducta de los monos con lesiones frontales es más bien al azar, apenas parece controlada por la experiencia pasada (Pribram, Ahumada, Hartig y Ross, 1964), por el contrario, en las lesiones de los sectores extrínseco e intrínseco posterior lo que disminuye es la memoria inmediata o icónica, en vez de la episódica o a corto plazo (Warrington y Weiskrantz, 1975).

En resumen, mientras que el aprendizaje automático, propio de las habilidades motoras y perceptivas, exige una persistencia y práctica repetitiva propias del sector intrínseco posterior, la memoria episódica o a corto plazo exige un esfuerzo de concentración que envuelve al sector intrínseco frontal.

6. RESUMEN

Este capítulo ha pretendido analizar la organización funcional de la neocorteza, diferenciando dos amplios sectores, extrínseco e intrínseco, en lugar de las clásicas áreas de proyección y de asociación: 1) los sectores extrínsecos son esenciales para la constancia en la percepción sensorial y en la habilidad motora, y para la autoconciencia, y 2) los sectores intrínsecos se muestran asociados a modalidades sensoriales específicas: *a)* su parte anterior o frontal procesa regularidades recurrentes en las relaciones con el medio y participa en la memoria a corto plazo, y *b)* su parte posterior es necesaria para conocer, permite identificar, discriminar y atender selectivamente.

3

Modelo corticófugo de funcionamiento cerebral

1. INTRODUCCIÓN

Las presentes líneas pretenden ofrecer un posible modelo de funcionamiento cortical que sirva para corregir algunas inexactitudes repetidas en el pasado, tales como, por ejemplo, la clásica ley de Bell-Magendie y el modelo transcortical de Flechsig. El entremezclado, a modo de argamasa, de una serie de aportaciones clínicas y experimentales, psicoquirúrgicas y conductuales (Ramírez, 1983a y b), con teorías elaboradas por Pribram y otros colegas del Laboratorio de Neuropsicología de Stanford, ha dado como fruto la presente sugerencia sobre el funcionamiento cortical y sus relaciones con la conducta objetiva y con la experiencia subjetiva. Aun conscientes de que la alternativa ofrecida es una mera hipótesis de trabajo que irá decantándose con el paso del tiempo, confiamos en que sirva de licencia útil para comprender con mayor exactitud el funcionamiento cortical y sus relaciones con los procesos psíquicos superiores.

2. MODELO DE PROCESAMIENTO CORTICO-CORTICAL

Tras un énfasis inicial en la importancia de los procesos de asociación, los estudiosos de las funciones cerebrales que siguieron a Flourens (1824), Munk (1981), Loeb (1901), Von Monakov (1914), Goldstein (1923), Lashley (1929, 1942)... han venido insistiendo en la importancia de las «áreas de proyección primaria» tanto para la conducta sensomotriz cuanto para los complejos procesos mentales. Y aunque sus puntos de vista difieren ligeramente respecto a las funciones de las «áreas de asociación»,

todos coinciden en que ambas áreas han de funcionar en una mutua dependencia.

¿Cómo conceptualizar esta interdependencia? Clásicamente ha venido utilizándose como prototipo de organización funcional el modelo de reflejo transcortical, propuesto originariamente por Flechsig (1896), según el cual las «áreas de asociación» corticales enlazarían con las «áreas de proyección primaria». En pocas palabras, puede resumirse así:

a) la corteza «sensorial» recibe la información exterior;

b) la transmite a la corteza «asociativa», donde se «elabora» y «asocia» con otros acontecimientos previamente almacenados; y

c) desde aquí, se transmite a la corteza «motora», principal mecanismo afector de toda actividad cerebral (Fig. 3-1).

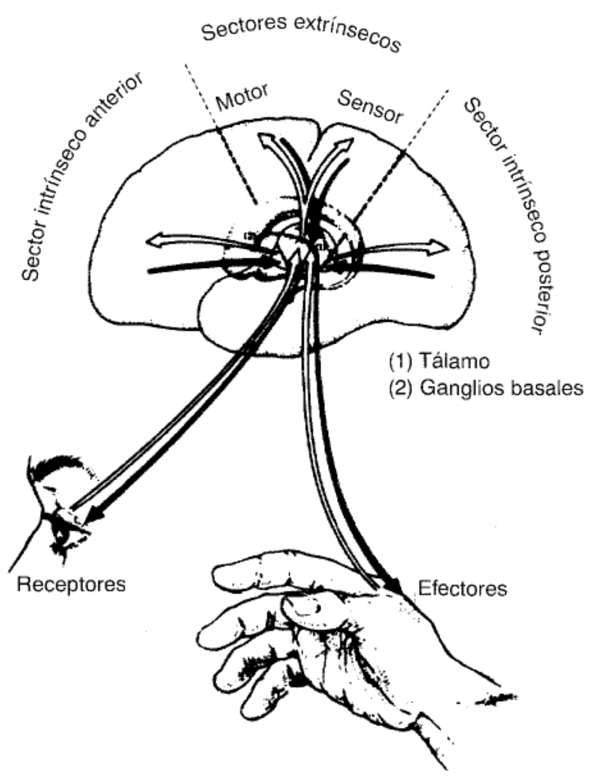


Figura 3-1. Modelo de organización funcional de la corteza propuesto por nosotros.

Pronto, sin embargo, Cajal (1911) observó que tal modelo no podía mantenerse: los lóbulos parietales posteriores reciben directamente fibras de proyección –además de las indirectas a través de la corteza sensorial primaria– y envían largas proyecciones que no acaban predominantemente en la corteza de proyección primaria, como sería de esperar según dicho modelo. Una serie de hallazgos más recientes, demostrando que no son críticas las conexiones córtico-corticales, vuelven a poner en tela de juicio su validez:

a) estudios neurofisiológicos aislando sectores extrínsecos no han encontrado efectos conductales destacables (Sperry, 1947, 1959; Lashley, 1948; Chow, 1952; Evarts, 1955); y

b) tampoco se han encontrado, ni anatómica ni electrofisiológicamente, conexiones directas críticas entre las distintas áreas corticales (Pribram y McLean, 1953): aislando las «áreas de asociación» en monos, mediante la interrupción de las conexiones transcorticales del área temporal inferior, Ungerleider y Pribram (1977) no lograron una alteración permanente de su discriminación visual.

La diferenciación entre mecanismos motores y sensoriales tampoco resulta tan sencilla como permite sugerir la ley de Bell-Magendie. Su definición de lo sensorial en términos de vías aferentes procedentes del asta dorsal de la médula espinal, y de lo motor en términos de eferentes al asta ventral, no puede aceptarse hoy día como explicación adecuada del funcionamiento cerebral. Se observa un solapamiento ubicuo entre las vías de entrada y las de salida:

1) La información sensorial, *a)* procede no sólo de los «receptores» cutáneos, sino también de los «efectores» musculares, y *b)* a través del tálamo va no sólo a las «áreas sensoriales» postrolándicas, sino también a las «áreas motoras» prerrolándicas (Malis, Pribram y Krüger, 1952) y prácticamente a toda la neocorteza (Creutzfeldt, 1981).

2) Los efectos motores, por su parte, *a)* proceden también de toda la neocorteza, de modo más o menos directo (Kuypers, 1973), y *b)* se dirigen tanto hacia los «efectores» musculares y glandulares, cuanto hacia los «receptores» sensoriales (Pribram, 1981).

La validez del modelo transcortical de Flechsig, por tanto, es dudosa: no puede mantenerse ya como prototipo (Lynch, 1980). Ha de buscarse una alternativa más consistente con los datos conocidos.

3. MODELO DE PROCESAMIENTO CORTICO-SUBCORTICAL

A diferencia de las conexiones corticocorticales, que no se muestran críticas, como acabamos de comentar, las conexiones corticosubcortica-

les sí parecen serlo. Utilizando técnicas neuroquirúrgicas y electrofisiológicas, Pribram ha demostrado que las funciones visuales de la corteza temporal inferior dependen de sus conexiones corticofugales con los ganglios básales, estructuras motoras subcorticales. Lesionando las zonas de proyección de la corteza temporal inferior sobre los ganglios básales, es decir, la cola del núcleo caudado y el putamen ventral, se producen déficit discriminatorios visuales similares a los que ordinariamente se obtienen tras la ablación de la propia corteza temporal inferior (Pribram, 1981).

Esta vía de salida subcortical del sector intrínseco, a su vez, afecta al sistema de entrada de los sectores extrínsecos, ya sea directamente sobre la corteza estriada (área extrínseca visual), ya sea indirectamente a través del control eferente de la información sensorial que llega a los receptores. Las funciones «asociativas» del sistema nervioso central, por tanto, no sólo radican en los sectores intrínsecos, en las «áreas de asociación» del modelo de Flechsig, sino también en otros puntos donde convergen las vías eferentes de ambos sectores (intrínseco y extrínseco), y especialmente en estructuras motoras tales como los ganglios básales.

Los datos anteriores permiten hacer una afirmación a primera vista paradójica: el cerebro controla eferentemente sus propios impulsos aferentes. ¿Cómo se manifiesta este control eferente? ¿Cómo puede afectar el sector intrínseco al proceso de información que llega al sector extrínseco? Experimentos electrofisiológicos llevados a cabo en el laboratorio de Stanford muestran resultados paralelos en cuanto a la visión y a la audición. Spinelli y Pribram (1966, 1967), al registrar en la corteza estriada (sector extrínseco visual) las respuestas evocadas por estimulación eléctrica crónica de diversas áreas intrínsecas, observaron que, mientras la estimulación frontal ocasionaba un rápido procesamiento de la información visual, la estimulación temporo-inferior producía efectos opuestos: un lento procesamiento y recuperación. Dewson (1964) obtuvo resultados similares en el sistema auditivo: un procesamiento lento en ruidos registrados en el nervio coclear tras estimulación crónica de la corteza temporal superior y rápido tras su ablación.

En resumen, la corteza intrínseca actúa sobre el proceso de información aferente a la corteza extrínseca regulando los procesos interneuronales simultáneamente existentes en los canales aferentes, ya sea aumentando (caso del sector intrínseco anterior), ya sea disminuyendo (sector intrínseco posterior), la competencia de los procesos de información de los sistemas extrínsecos sensomotores. En otras palabras, su mecanismo de procesamiento consiste en alterar no las propiedades de la señal sensorial, sino la organización del canal dentro del que se transmite la señal: según

la estructura o la amplitud del canal o de la organización de su redundancia, la señal aportará una u otra información (Pribram, 1960, 1981).

Todas estas consideraciones nos llevan a proponer la alternativa centrífuga sugerida por Pribram (1970,1971 y 1981) en sustitución del modelo centrípeto, cada vez menos consistente con los hallazgos más recientes (Fig. 3-1). Más que existir una información específica eferente del sector extrínseco al intrínseco, las vías corticófugas de ambos sectores convergerían subcorticalmente; los sectores intrínsecos controlarían a los extrínsecos mediante sus vías eferentes a estructuras subcorticales, especialmente motoras (Ramírez y Sharafat, 1981). Utilizando una terminología propia de la moderna informática, dadas las semejanzas entre su procesamiento y el de los ordenadores (Pribram y Ramírez, 1980 y 1981), los sectores corticales intrínsecos, a través de su vías corticófugas, aportarían «subrutinas» que harían posible la codificación de la información recibida, pre-procesándola, programándola y estructurando su distribución por los sectores extrínsecos.

4. RESUMEN

Este capítulo ofrece un posible modelo de funcionamiento cerebral que sirva de alternativa actualizada al clásico reflejo transcortical de Fleschig, cada vez menos en consonancia con los datos neuropsicológicos aportados por la reciente investigación. Se propone un modelo corticófugo según el cual la corteza cerebral controlaría su propia información aferente mediante sus conexiones subcorticales.

4

Procesamiento cerebral de las acciones

1. INTRODUCCIÓN

Los procesos superiores –aprendizaje, memoria, pensamiento, conciencia...– se expresan comportamentalmente a través de sus productos observables. Todo este comportamiento observable consiste en acciones producidas por los movimientos musculares y por las secreciones glandulares.

Tradicionalmente se ha pensado que el sistema nervioso central controla las acciones mediante una serie de «programas motores», entendidos como instrucciones que guían paso a paso las secuencias de contracción y de relajación muscular y sus movimientos consecuentes. Éstos se iniciarían en un único centro superior –la corteza motora– y el control del comportamiento se debería a una jerarquía de reflejos simples que se irían activando unos a otros, en cadena.

Hoy día, sin embargo, se piensa que la programación de dichas acciones, lejos de ser un hecho unitario, implica múltiples procesos: la decisión motivada, su programación interna, el influjo de la actividad sensorial, su guía mediante *feedback,* las transformaciones senso-motoras... Una vez iniciado un movimiento, su ejecución exige programas motores internos que pueden activarse, ya sea de modo espontáneo, ya sea como respuesta a estímulos externos, guiados por señales sensoriales procedentes de receptores cutáneos y proprioceptivos, que proporcionan información *en feedback,* o musculares, que determinan el objetivo del movimiento.

Estas acciones elaboradas por los organismos vivos parecen explicarse mejor utilizando como modelo los programas de ordenador, la mayor parte de los cuáles están construidos jerárquicamente, y principalmente aquellos que procesan en paralelo. Sólo su nivel inferior sigue las instrucciones del *hardware.* En el caso de los organismos vivos, incluso a este nivel inferior, el control motor está en gran medida bajo el influjo de los receptores. El procesamiento de una acción, por tanto, exige una organización neuronal peculiar.

2. CENTROS REGULADORES DEL SISTEMA MOTOR

2.1. Estructuras motoras

El movimiento es producto de la interacción de muchas regiones del sistema nervioso central. Para realizar un acto motor, el cerebro ha de plantearse una serie de preguntas en cuya respuesta participarán zonas muy variadas. El primer estadio consistirá en plantearse ¿qué hacer?, producto de la motivación para moverse, bajo influencia sensorial; será tarea del sistema límbico, conectado con la corteza granular frontal, o área prefrontal, y probablemente también con la párieto-témporo-occipital, y con estructuras motoras subcorticales. Luego, habrá que preparar la estrategia adecuada para el inicio de la acción motora: ¿cómo y cuándo hacerlo?, organización en la que intervendrá la corteza pre-central o «motora» en el caso de iniciarse espontáneamente, mientras que, caso de depender de señales sensoriales, la información llegará de piel, músculos y articulaciones, vía tálamo y corteza post-central o «somato-sensorial». Finalmente, antes de concluir la acción, se preguntará si está bien hecho, mediante unos sistemas de control paralelo, en los que se genera el movimiento, espacio-temporalmente, mediante la intervención del cerebelo y de los ganglios básales, actuando en *feedback* sobre la corteza. Estas estructuras cerebrales enviarán los *outputs* o señales eferentes del sistema nervioso central a la médula espinal y desde ella, a través de las motoneuronas, a los músculos correspondientes, cuyas contracciones producirán una serie de movimientos que concluirán en las acciones deseadas. La ejecución de un acto motor, por tanto, puede resumirse en el siguiente esquema (Fig. 4-1).

a) Ganglios basales

Los ganglios básales comprenden toda una serie de centros nerviosos subcorticales, tales como: núcleo caudado, *putamen, globus pallidus, substantia nigra,* y núcleo subtalámico.

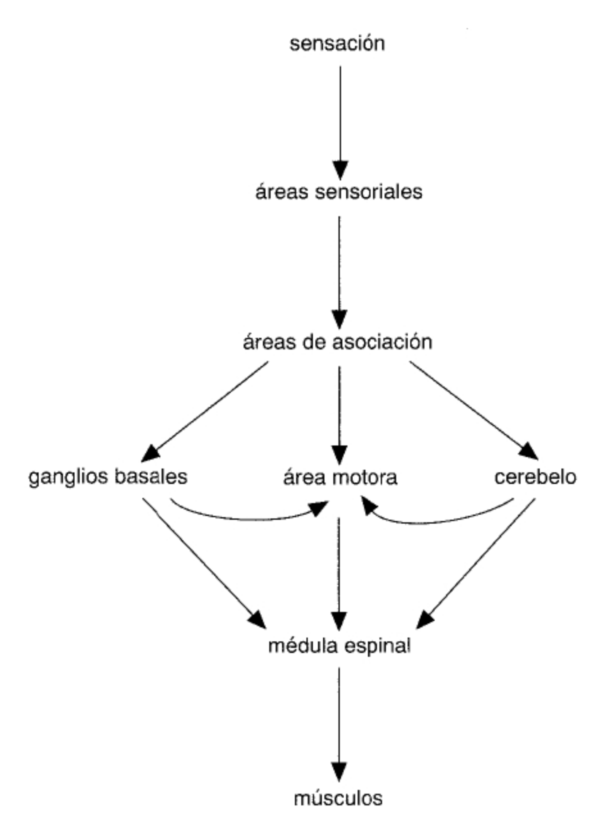


Figura. 4-1. Principales estructuras participantes en la ejecución del acto motor (por motivo de simplicidad, no se incluyen otras estructuras a través de las que también pasan las señales neofas, tales como la protuberancia, el tálamo o la formación reticular).

Sus alteraciones patológicas son muy diversas, reflejando procesos degenerativos predeterminados genéticamente. El síndrome clínico más conocido entre pacientes con lesiones de ganglios básales es la enfermedad de Parkinson, causada principalmente por envejecimiento acelerado de neuronas dopaminérgicas en una estructura mesencefalica, *la substantia nigra,* llamada así por su abundancia en melanina. Entre otros síntomas, se caracteriza por: rigidez en "cañería de plomo" [1];

[1] Se llama así por su semejanza con lo que ocurre al doblar un tubo de plomo: aunque un miembro parkinsoniano quizá sea más difícil de mover que uno espástico (producido por un reflejo de estiramiento demasiado activo), una vez movido mantiene dicha posición, en vez de volverse rápidamente a la posición previa.

hipertonía muscular, reflejando caras inexpresivas y con ausencia de mímica (las llamadas «cara de poker» o «rostro de máscara»); un enlentecimiento del movimiento (bradiquinesia) y movimientos intempestivos involuntarios, con temblor en reposo, que desaparece al realizar movimientos voluntarios que siguen precisos, aunque quizá algo lentos (aunque su inicio suele ser lento y dificultoso, una vez iniciados su precisión suele permanecer inalterada, máxime con la ayuda de otros mecanismos en *feedback,* como por ejemplo un sentido). Otra enfermedad que refleja lesiones en ganglios básales es la corea de Huntington, cuyos característicos movimientos balísticos [2] y sinuosos de los miembros, que asemejan sacudidas (atetosis) y movimientos espontáneos de danza (corea), son debidos a convulsiones involuntarias lentas. Estas perturbaciones de la capacidad de producir espontáneamente programas motores y de conservar la postura tras sus lesiones clínicas, sugieren que los ganglios básales han de tener algo que ver con la conservación de la postura del organismo.

Por su parte, los datos experimentales sugieren que los ganglios basales también participan en la inhibición y en las etapas previas al inicio de un movimiento. Su papel inhibidor nos permite hacer una cosa en vez de otra; de ahí que, tras su lesión bilateral, el animal sienta un impulso irresistible a seguir andando, incluso hasta llegar a darse contra la pared o a tropezar con cualquier otro obstáculo con el que se encuentre (Pourfour du Petit, 1819; Magendie, 1824). Su relación con las etapas previas al inicio de un movimiento, cuando un pensamiento abstracto empieza a convertirse en una acción motora concreta, se refleja al registrar electrofisiológicamente sus unidades neuronales: sus células se activan bastante antes de iniciarse los movimientos voluntarios (De Long, Evarts, 1976), mientras que sus alteraciones dificultan el inicio del movimiento, al fallar el control colinérgico sobre la contractibilidad tónica, rítmica, de los músculos (Pribram, 1991). La tonicidad por ellos aportada permite la necesaria estabilidad y marcos de referencia para que se lleve a cabo una acción adecuada dentro de un contexto postural determinado (MacLean, 1990).

Se puede concluir, por tanto, diciendo que los ganglios básales, lejos de considerarse estructuras «puramente motoras», tienen que ver con la selección, activación y generación de los programas motores necesarios, utilizando información sensorial para activar aquellos programas originales motores generados internamente, que sean apropiados según el esta-

---

[2] Se les llama «balísticos» (del \atin, *catapulta)* dada su comparación con las trayectorias de los misiles (Kornhuber, 1974).

do de motivación y el entorno sensorial concretos (Martin, 1967; Stein, 1986). Relacionados con la intencionalidad (Husserl) y con la autoconciencia, se encargan del control postural del organismo, controlando la función motora (por ejemplo, el mover los brazos rítmicamente al andar), y la sensorial, cambiando el punto de activación de los receptores musculares mediante un reflejo o circuito en *feedback* (véase Fig. 4-2).

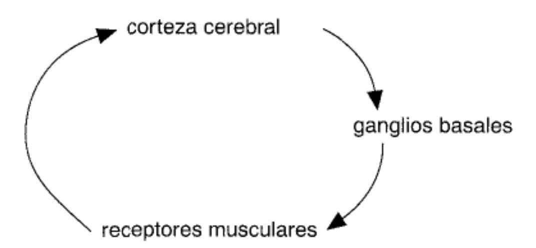


Figura 4-2. Circuito en *feedback* entre estructuras cerebrales y receptores.

b) Cerebelo

El cerebelo tampoco es una estructura «puramente motora», sino «senso-motora», siendo probablemente «el centro superior de regulación sensorial automática del movimiento» (Stern, 1986), como lo sugiere el que sus *inputs* aporten todo tipo de información, tanto sensorial como sobre el estado de contracción muscular y postural, y el que sus *outputs* vayan a toda una serie de estructuras cerebrales relacionadas con el control motor, formando un bucle o circuito cerrado continuamente activo en el control del movimiento (véase Fig. 4-3).

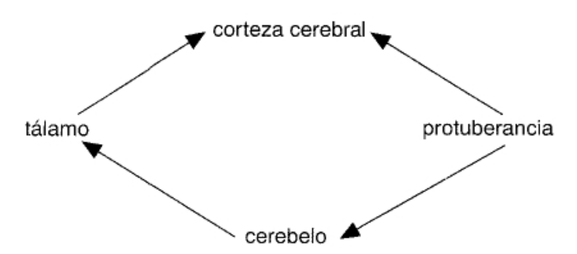


Figura 4-3. Circuito cerrado cerebeloso.

Ya en 1917, Gordon Holmes describe los síntomas producidos por lesiones cerebelosas, tras observarlos en soldados heridos por explosión

de granadas durante la Primera Guerra Mundial. Son muy diferentes a los observados tras las lesiones de ganglios básales. Los enfermos cerebelosos muestran una hipotonía muscular, ataxia postural y «temblor intencional», llamado así porque sólo se manifiesta cuando intentan hacer voluntariamente algo que exija una fina regulación: cuando intentan hacer de modo voluntario algo que exija una fina regulación, aunque el movimiento inicial sea normal, se van volviendo más torpes y temblorosos a medida que se van acercando a su objetivo. Los movimientos voluntarios de estos pacientes no son precisos, faltándoles armonía (dismetría); por ejemplo, muestran una escritura afectada, no pueden desabrocharse los botones y, si no tienen excesivo cuidado, pueden incluso meterse un dedo en el ojo al intentar tocarse la punta de la nariz. Tampoco son capaces de movimientos rápidos, balísticos y continuados, como por ejemplo tocar el piano (adiadocoquinesis).

Holmes concluía su ya clásico artículo descubriendo una serie de funciones cerebelosas, en gran parte aún aceptadas en la actualidad: *a)* módulo esencial en numerosas vías de *feedback; b)* sistema de auto-optimización, implicado en la adquisición de habilidades motoras de larga duración, y *c)* control de músculos axiales, proximales y distales. Discerniendo entre sus distintas estructuras, se suele decir que: *á)* el *vermix* (archicerebelo) ayudaría a regular y mantener el equilibrio corporal; *b)* sus lóbulos anterior y posterior (paleocerebelo) se dedicarían a correlacionar los movimientos con propósitos posturales y locomotores, coordinando reflejos antagónicos, contraídos simultáneamente (por ejemplo, cuando quiero mantener algo muy rígido) (inhibición mutua), o de modo sucesivo, integrando la secuencia o transición en que ocurren las cosas (por ejemplo, el llevarse el dedo a la punta de la nariz), y c) sus hemisferios (neocerebelo) coordinarían la motricidad voluntaria, fina, suave y eficaz, asegurando que, una vez iniciada una acción, ésta se lleva a cabo de manera suave, evitando innecesarias brusquedades, predominantemente mediante una actividad inhibidora que evite reverberancias innecesarias[3].

De manera muy gráfica, se puede describir el cerebelo como la secretaria del cerebro, pues regula y coordina el trabajo planeado por éste, bajo el control ejecutivo de los hemisferios cerebrales. El cerebro ordena al cerebelo controlar los músculos, y éste informa a aquél sobre los movimentos que han de realizarse para lograr la trayectoria deseada; con tal predicción, el cerebro podrá anticipar la trayectoria de una acción y los resultados de un movimiento, antes de que éste se inicie. Actuaría igualmente como «detector de errores», comparando reiteradamente el curso

[3] La corteza cerebelosa envía a la corteza cerebral una onda inhibidora masiva, reponiéndola aproximadamente cada medio minuto (Eccles, Ito y Szentagothai, 1967).

intencional del movimiento (su objetivo) con el mundo real con el que progresa, informado por las señales sensoriales recibidas, y haciendo las correcciones apropiadas. Estas correcciones pueden computarse a tiempo, afectando un movimiento actualmente en progreso, o almacenarse para su uso en el perfeccionamiento de otro movimiento futuro, cuando éste se emprenda. Por tanto, como concluye Eccles (1987), el cerebelo sería el sistema de predicción y control sobre los resultados de] movimiento.

c) Corteza motora

La función motora de ciertas áreas cerebrales se descubrió en el siglo XIX, tanto clínicamente, con motivo de la abundancia de soldados heridos de bala en la cabeza durante la guerra franco-prusiana, como experimentalmente, en perros a los que la estimulación eléctrica de ciertas áreas corticales desencadenaban contracciones musculares contralaterales (Hitzig y Fritsch, 1871), confirmando previas observaciones clínicas de Hughlings Jackson, según el cual la irritación de dichas zonas corticales producía movimientos epilépticos contralaterales.

A mediados del siglo XX, la estimulación eléctrica de la corteza cerebral en epilépticos (Woolsey, 1950; Penfield y Jaspers, 1954) permite elaborar una serie de mapas motores y sensoriales que muestran cómo, en muchos aspectos, la corteza «motora» mantiene una representación topográfica muy similar a la corteza «sómato-sensorial» (Kornhuber, 1974), como si se reflejaran mutuamente en un espejo. Ambas áreas, con conexiones directas entre sí, son a la vez motoras y sensoriales, distinguiéndose en que la una muestra un predominio motor y la otra sensorial. El «homúnculo» [4] motor, aunque similar al sómato-sensorial, mostraría una mayor representación de las áreas corporales responsables de movimientos finos, tales como manos, labios y lengua. Su topografía no es de puntos, sino de campos de acción imbricados y no claramente delimitados, con una multirrepresentación funcional de cada zona del organismo. Este hecho permite una gran recuperación funcional: cuando ocurre una ligera incoordinación motora, otras zonas «reemprenden» la función alterada, aunque, falten los movimientos más finos y delicados (Woolsey, Changy Bard, 1947).

La lesión de la corteza motora produce parálisis flácida de los músculos representados, conservando un tono mas bien normal, aunque con pérdida del control fino y preciso de los movimientos más delicados, como

[4] Se suele imaginar por tal una especie de «hombrecillo» existente dentro del cerebro que recibiría información y sensaciones y tomaría decisiones, coincidiendo sus distintas partes con distintas áreas corticales pre y post-centrales.

pueden ser los de mano y dedos. Aunque los miembros «no quieran» moverse, los movimientos se siguen concibiendo y planificando perfectamente bien (Stein, 1986). De ahí que, dada la gran capacidad de recuperación nerviosa y el control subsidiario por las restantes áreas, su destrucción no suela tener graves consecuencias.

En la práctica las neuronas corticales están en continua actividad, aun cuando no desencadenen movimiento, a nivel subumbral. Su actividad es modulada por la intención de moverse: la actividad eléctrica de la corteza «motora» o pre-central se desencadena con antelación a las contracciones musculares que participan en una acción anticipándose aproximadamente un segundo al propio movimiento (Donchin, Otto, Gerbrang y Pribram, 1973; Kornhuber, 1974), es decir bastante después de la decisión de hacer un movimiento [5], siendo sus pautas diferentes según se anticipen a un movimiento de flexión o a otro de extensión (Evarts, 1976). La corteza motora, por tanto, se responsabilizará de la ejecución detallada de los finos movimientos voluntarios, pero no de los procesos previos que llevan a decidir dichos movimientos. Su papel consistirá en integrar los impulsos aferentes de otras áreas, antes de enviar las órdenes adecuadas. Hoy día se sabe que el impulso motor generado en la corteza motora se debe principalmente a dos *inputs: a)* un *feedback* transcortical, procedente de la propia área motora y de otras áreas corticales, especialmente de la vecina corteza sómato-sensorial, que actúa automáticamente, siguiendo los principios sherringtonianos de la acción refleja (el área sensorial envía señales a la motora); y *b)* otro subcortical, procedente del cerebelo y de los ganglios básales, a través del tálamo, que controla los movimientos corticales, voluntarios y precisos, preprogramándolos (cerebelo) y planteando el objetivo que se intenta conseguir (ganglios básales), mediante un continuo *feedback* negativo.

En la actualidad, lejos de antiguas concepciones que consideraban a la corteza «motora» como la estructura de mayor jerarquía dentro del sistema motor, ya no se la considera ni siquiera como el punto de origen del impulso motor, sino como una estación de paso más entre estructuras sensitivas y motoras, implicada en la mediación de los movimientos voluntarios. Aunque participa en la ejecución de movimientos voluntarios finos, no parece ser esencial en sus procesos previos, ni en su inicio, ni en su previa planificación, ni en el aprendizaje o retención de secuencias motoras. La motilidad voluntaria más refinada depende de zonas subcorticales; el estí-

[5] La actividad del cerebelo y de los ganglios básales comienza mucho antes que la cortical, cuando se inicia un movimiento voluntario, hecho que sugiere que son dichas estructuras subcorticales –y no tanto las corticales– las candidatas a iniciar el movimiento.

mulo de la corteza parietal, por ejemplo, produce respuestas motoras mas bien toscas. La «corteza motora», pues, sería mas bien un área senso-motora (Woolsey, 1958), tal como había intuido Pavlov hace tantos años con su vieja afirmación de que la corteza motora poseía funciones sensoriales.

Al ser los mecanismos de comunicación entre individuo y ambiente, las zonas motoras, exigen una gran extensión y complejidad, una coordinación espacio-temporal entre muchas unidades funcionales, y la elaboración de mucha información con el fin de ajustar los movimientos, adaptándolos a las circunstancias cambiantes del ambiente.

d) «Áreas de asociación»

Recientes estudios han descubierto que las conocidas como «áreas de asociación», lejos de limitarse a su clásica función mediadora en la percepción somatostésica y propioceptiva, también reciben información de los sentidos especiales –audición y visión–, al menos en su región parietal derecha (Hyvarinen, 1982) y, lo que resulta aún más llamativo, también están parcialmente implicadas en el inicio del movimiento voluntario, al recibir también *inputs* motores y de motivación (Mountcastle y otros, 1975).

Experimentos en monos han mostrado que muchas de las neuronas de la corteza parietal sólo se activan cuando el animal, tras mirar a un objeto, decide cogerlo, pero no si no pretende hacerlo, como, por ejemplo, si sólo lo mira o si sus extremidades son movidas pasivamente. Nos encontramos, pues, ante unas «neuronas intencionales», que actuarían como una especie de «sistema de mando» de los movimientos voluntarios. No serían responsables del mando completo para todo el control sensorial del movimiento, sino sólo de la dirección de la atención hacia un objeto de interés, fase previa a la activación sensorial del movimiento; prepararían para un subsiguiente movimiento hacia un objeto, caso de juzgarlo de interés (Stein, 1986). Estas «neuronas intencionales» están organizadas en columnas, activándose cada una en respuesta a funciones diferentes; por ejemplo, una cuando el brazo empieza a coger el objeto, otra cuando la mano lo manipula, una tercera cuando mueve los ojos para mirarlo, etc.

La lesión de este área produce un síndrome conocido como desatención *(neglecf),* y que refleja una falta de atención sensorial: aunque siguen mostrando una agudeza sensorial normal, tienden a ignorar los estímulos controlados (Bisiach y Luzzatti, 1978; Heilman y Valenstein, 1979).

e) «Vía común final»

Sherrington denominó «la vía común final» del control motor a las unidades motoras compuestas por la conexión entre la fibra nerviosa proce-

dente de cada motoneurona y las fibras musculares por ella inervadas, todas actuando al unísono (o se activan todas, o no se activa ninguna).

Los centros nerviosos superiores, previamente comentados, deciden el objetivo de un movimiento, mediante el control del estado muscular: su tensión, longitud, rapidez de la contracción, etc. Esta información les llega a partir de dos tipos de receptores sensoriales presentes en músculos y tendones: *a)* los husos musculares, paralelos a las fibras musculares contráctiles, y *b)* los órganos tendinosos, conectados en serie con las fibras musculares. Aunque las contracciones y relajaciones musculares estimulan ambos tipos de receptores, las señales que llegan del sistema nervioso central a través de los largos axones de las motoneuronas, sólo sintonizan la respuesta de los husos, mediante sistemas paralelos de controles organizados jerárquicamente.

No todos los músculos actúan de igual manera en la organización del movimiento. Hay diversos tipos de músculos y de unidades motoras; su diferente fatigabilidad y su diferente cantidad de inervación, dependerá de la finura del control que necesiten: unas unidades motoras generan una gran fuerza o tensión muscular, pero se fatigan rápidamente, mientras que otras tienen gran resistencia –pueden permanecer activas durante largo tiempo– pero su fuerza muscular es pequeña. La fuerza muscular se regula de dos maneras: *a)* por el número de unidades motoras participantes en la acción; y *b)* por la frecuencia con que se disparan dichas unidades motoras.

La médula espinal es una estructura vital para el movimiento, pues contiene muchos grupos de motoneuronas que inervan los músculos, siendo necesarias para llevar a cabo las órdenes dictadas por los centros superiores. Mientras que, por sí misma, solo desencadenaría respuestas reflejas, automáticas y estereotipadas, su conexión con la corteza «motora» permite determinar rápidamente los requerimientos variables de la acción voluntaria. En la médula espinal hay: *a)* generadores de señales, los cuales están excitando constantemente las fibras musculares contráctiles y los husos [6] ; y *b)* circuitos neuronales locales inhibidores, que modulan los generadores de señales. Como resultado, nos encontramos con «procesos oscilatorios de ciclo limitado» (Kelso y Saltzman, 1982), que se caracterizan por temblores finos y subliminares, en movimientos normales, y por temblores grandes y observables, en los patológicos.

Lo que emerge en la «vía final común» es el producto de interacciones a todo nivel (a cada nivel, la señal de actuación motora recibe informa-

---

[6] Aunque todas las neuronas son activas espontáneamente, las de la médula espinal lo son a mayor ritmo que las del cerebro.

ción de otros niveles) y de la información que reverbera por los bucles o circuitos neuronales locales.

2.2. Vías motoras

a) Concepción clásica

Clásicamente se han descrito dos *outputs* o vías motoras eferentes, conocidas como piramidal y extrapiramidal (véase Fig. 4-4).

1.ª La principal vía corticófuga a los músculos es la vía piramidal, procedente de la corteza frontal agranular conocida como área motora primaria, precentral o 4 de Brodman, donde se encuentran los somas de las neuronas gigantes [7]. Conservando una disposición topométrica, sus axones pasan por la cápsula interna y llegan hasta el bulbo raquídeo, justo debajo de la oliva, donde tiene lugar una *decusado* [8] parcial del 80 por 100 de sus fibras, que formarán el denominado haz córtico-espinal cruzado o lateral; el 20 por ciento restante, conocido como haz córtico-espinal directo o anterior, se entrecruzará más adelante, al llegar a la comisura anterior de la médula espinal. Será precisamente en su asta anterior donde la neurona cortical o piramidal sinaptara con la segunda neurona o motoneurona, ya sea directamente, como es lo normal, ya sea a través de pequeñas interneuronas; los largos axones de las motoneuronas formarán

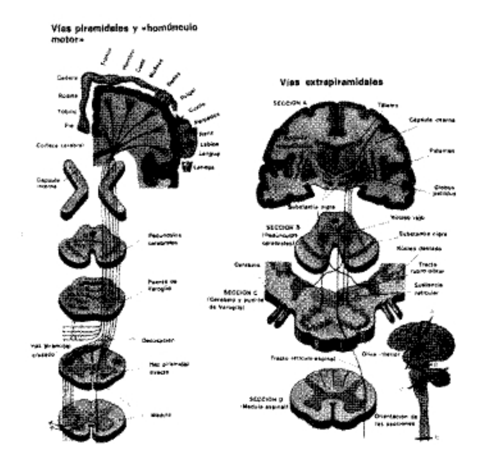


Figura. 4-4. Esquema clásico de las vías motoras.

[7] También se las llama células piramidales, por la forma de sus somas, o de Betz, en honor del anatónomo ruso Vladimir Betz que las descubrió en 1874.

[8] *Decusatio* significa cruce de las fibras al otro lado.

lo que Sherrington denominó «la vía común final» del control motor: unidades motoras compuestas por la conexión entre las fibras nerviosas y las musculares por ellas inervadas

¿Cuáles serían las principales funciones del sistema piramidal? La existencia de conexiones monosinápticas córtico-medulares sugieren su participación en habilidades motoras, relacionada esencialmente con las actividades musculares más delicadas y menos estereotipadas (Tower, 1935), mientras que la profusa distribución de fibras colaterales, tanto a nivel encefálico como medular, sugieren también un papel importante en la conducta intencionada y consciente (Paillard, 1978): se ocuparía principalmente del control voluntario del movimiento distal contralateral.

2.ª La vía extrapiramidal se describe por exclusión: «todas las otras vías motoras descendentes»; estaría compuesta por neuronas relativamente cortas y ramificadas que, procedentes principalmente de los ganglios básales, descenderían por el tronco encefálico, donde sinaptarían y excitarían núcleos subcorticales, para acabar en las motoneuronas medulares.

Sería la vía de inhibición tónica, estando encargada del control de movimientos posturales, mediante regulación del tono muscular. Su lesión produciría parálisis espástica, es decir, aumento excesivo del tono muscular.

b) Concepción actual

En un artículo realmente provocativo, titulado *Is there a pyramidal tract?,* Buey (1957) replanteó no pocas confusiones terminológicas, anatómicas y fisiológicas reflejadas en la clásica distinción entre vías motoras piramidales y extrapiramidales:

a) la terminología clásica no parece especialmente acertada, pues ni toda la vía piramidal parece ser motora (en la corteza lo son sólo un 3 por 100 de todas las fibras de dicha vía[9]; la mayoría de las neuronas de la corteza «motora» son interneuronas cuyos axones no salen de la propia corteza); ni toda la llamada vía córtico-espinal se origina en la corteza (se incorporan no pocas colaterales), ni toda llega a la médula (obviamente, muchas se quedan por el camino, por ejemplo, en núcleos craneales); más aún, la denominada vía extra-piramidal en realidad es la suma de una serie de vías no claramente delimitadas, la mayoría de las cuales procedentes de la propia corteza cerebral, área «motora» incluida;

b) anatómicamente, nos encontramos con que la mal llamada «vía piramidal» no se origina únicamente en el área «motora» ó 4 de Brodman,

[9] Entre los dos millones de fibras descendentes existentes en la especie humana, hay sólo unas 68.000 células de Betz.

sino que tiene un origen cortical multirrepresentado: muchas fibras piramidales se originan en áreas corticales tradicionalmente extra-piramidales (prácticamente en los dos tercios anteriores de la corteza, más en concreto, en toda ella excepto en la pre-frontal, occipital y temporal); y que, por el contrario, las neuronas tradicionalmente consideradas «piramidales» (con somas en el área 4 de Brodmann) envían ramas colaterales a casi todos –o posiblemente a todos– los núcleos subcorticales;

c) fisiológicamente, se ha demostrado que secciones bilaterales completas de la vía piramidal en monos –y pedunculotomías en humanos– apenas muestran efectos llamativos sobre las funciones clásicamente reservadas a dichas vías –el rendimiento motor y el control voluntario– (siguen produciéndose movimientos amplios, aunque quizá con precisión algo menor: los monos siguen comiendo, saltando y subiéndose a las ramas) ; y que la estimulación eléctrica de ambas áreas –corteza pre-cen-tral y post-central– sigue desencadenando movimientos tras las mencionadas secciones, mientras que su lesión –la de ambas– disminuye la capacidad motora (Kruger y Porter, 1958; Peele, 1944).

Ante tal «galimatías», no es de extrañar que hoy día se sugiera la conveniencia de revisar esta división clásica de las vías motoras. Los fenómenos motores se entienden mejor sin la distinción entre ambas vías, pues sus funciones se superponen entre sí; ambos sistemas ya no pueden considerarse por separado, sino que constituyen un único sistema de organización motora (Brodal, 1983) . Si siguen tratándose por separado en algunos manuales, haciendo distinciones más o menos arbitrarias, se hace tan sólo por mor a una eventual mayor claridad de exposición, aunque esta claridad se haga a expensas de una simplificación muy considerable..., quizá excesiva.

2.3. Sistemas de control motores

Como acabamos de ver, el sistema nervioso central utiliza dos tipos de estrategia, en su control motor:

a) movimientos en *feedforward,* pre-programados; completamente planificados antes de iniciarse, no varían durante su ejecución, aunque eventualmente varíen los objetivos o sus circunstancias (actúan de modo similar al lanzamiento de una honda o catapulta: una vez tirado, no cambia su itinerario); son circuitos abiertos, cortos, balísticos, y tienden a utilizar los sistemas posturales situados centralmente, tales como los ganglios basales, el sistema vestibular y la médula espinal, siendo responsables del comportamiento postural automático;

b) movimientos en *feedback,* de seguimiento, teledirigidos; son circuitos cerrados, con un programa que permite seguir controlándolos duran-

te su ejecución, pudiendo corregirse eventuales «errores» hasta que logran su objetivo (es lo que ocurre con misiles modernos, como el Exocet, que tan célebre se hizo hace unos años por su acertada utilización durante la guerra de las Malvinas, o los *scuts* y *pahiots* que se daban cita en los cielos israelíes durante la más reciente guerra del Golfo); estos programas se basan principalmente en el control sensorial, regulado por *feedback* negativo, emplean la corteza pre-central, el cerebelo, el núcleo rojo y vías laterales, y son responsables del movimiento voluntario.
Nos encontramos pues ante tres principales sistemas motores (Fig. 4-5).

1.º *Sistema piramidal,* relacionado esencialmente con habilidades motoras, es decir, con las actividades musculares voluntarias, más delicadas y menos estereotipadas; y

2.º Otros dos sistemas moduladores del sistema piramidal, ambos masivamente interconectados en paralelo entre la corteza motora y el resto de la corteza cerebral:

a) Sistema de ganglios básales, que coordina mediante refuerzos sinérgicos (los que se refuerzan entre sí: por ejemplo, el flexor y el extensor) y de modo simultáneo (envía mensajes que mantienen las acciones en marcha), siendo generador de rampa, con movimientos lentos, suaves y continuos; y

b) Sistema cerebeloso, que participa en la conducta intencional, coordinando reflejos antagónicos (inhibición mutua) –por ejemplo, cuando se quiere mantener algo rígidamente, se contraen simultáneamente reflejos antagónicos– y de modo sucesivo –integra la transición en que ocurren las cosas; por ejemplo, llevarse el dedo a la punta de la nariz–, siendo sus movimientos balísticos, rápidos, similares a los que se observan al mover un caleidoscopio.

Aunque las funciones de los distintos sistemas motores se superponen entre sí, contribuyendo todos a todo, en cada sistema sobresale una con-

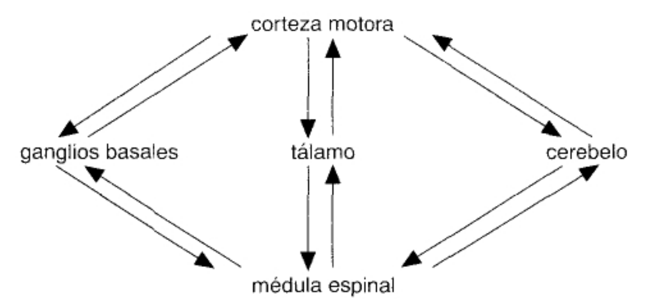


Figura 4-5. Principales sistemas motores.

tribución especial a la función motora: en la corteza motora, los movimientos voluntarios, precisos; en los ganglios básales, el control automático de los movimientos «de fondo», tales como los reajustes posturales; y en el cerebelo, el equilibrio, la coordinación motora y la regulación sensorial del movimiento voluntario.

3. EN LA CORTEZA MOTORA NO ESTÁN REPRESENTADOS NI LOS MÚSCULOS NI LOS MOVIMIENTOS, SINO LAS ACCIONES

¿Cómo está organizado el sistema motor central? A principios de siglo, Sherrington (1906) explicaba el funcionamiento del área cerebral conocida como «corteza motora» comparándola con el teclado de un piano: el resto del cerebro elaboraría sobre él las melodías que habrían de ser ejecutadas por los músculos. Sin embargo, a pesar de haber pasado casi un siglo desde entonces, aún existe controversia sobre sus reales funciones: ¿cuál es la naturaleza del mencionado «teclado»?, es decir, ¿cuál es la relación entre el cerebro y la contracción muscular por él desencadenada?

Unos han defendido que la corteza motora contenía una representación anatómica de *músculos* individuales, o incluso de parte de ellos, insistiendo en la alta especificidad de sus correspondencias topológicas: la estimulación supraumbral de la corteza produciría la contracción muscular, habiendo una conectividad punto por punto entre cerebro y músculos (Woolsey, Chang y Bard, 1947; Buey, 1949).

Otros afirmaban que en la corteza motora no estaban representados los músculos, sino los *movimientos,* (Asanuma, 1975; Lashley, 1929; Phillips, 1969; Walshe, 1948): si se contrae únicamente un músculo concreto, no se activa ninguna neurona cortical, y si, por el contrario, se estimula la corteza, no se activa un solo músculo, sino un grupo entero de ellos (Fetz, Cheney, 1980); y las lesiones corticales nunca eliminan las acciones de un músculo individual, aunque puedan perturbarlas: el músculo puede seguir moviéndose a través de otras vías. La representación muscular, por tanto, se reflejaría en movimientos, tomando principalmente las articulaciones como puntos de anclaje. Cada unidad motora abarcaría una amplia serie de músculos, aunque la mayoría de los campos se relacionarían con una articulación concreta. La estimulación supraumbral de la corteza desencadenaría movimientos organizados, es decir, cambios de un músculo particular, mediante combinaciones espaciales y temporales de contracciones

musculares, formando secuencias integradas; de ahí que la estimulación de un mismo punto cerebral pueda producir movimientos distintos, según cambien las condiciones de estímulo y de posición, como puede ocurrir, por ejemplo, en días distintos. El «teclado» cortical cifraría los movimientos de modo semejante a como los controles más complejos de un órgano cifran las cuerdas, el timbre y demás peculiaridades musicales.

Karl Pribram, tras repetir algunos de los experimentos clásicos y añadir algunos nuevos, obtuvo una serie de resultados, a primera vista sorprendentes, que le llevaron a concluir que lo que está representado en la corteza motora no son los músculos, ni los movimientos, sino las *acciones,* entendidas como el logro de un objetivo externo.

Su primera sorpresa fue el descubrimiento de que la corteza motora, además de enviar *outputs* o información motora eferente a los músculos, recibía *inputs* o información aferente sensorial más bien directa a partir de estructuras periféricas exteroceptivas, propioceptivas e interoceptivas. Hasta entonces imperaba la teoría del arco reflejo de Sherrington y, basados en ella, se pensaba que toda la actividad cerebral procedería de la corteza motora, la cual actuaría como un teclado de piano, tal como mencionamos anteriormente. Ahora se descubría que la corteza no sólo conectaba con los músculos; también conectaba con la piel. Alguna vez nos ha contado Karl Pribram la manera fortuita de su descubrimiento, allá por los años cincuenta: estaban registrando potenciales evocados cerebrales en un mono; de repente apareció en el osciloscopio una espiga muy grande..., tanto que pensaron que se debía a un artefacto; «¿de dónde estás registrando?»,preguntó a su colaborador: «de la corteza motora». Inmediatamente decidieron la ablación neuroquirúrgica de la corteza sensorial y del cerebelo del animal; luego siguieron registrando su corteza motora mientras estimulaban nervios cutáneos..., y la respuesta seguía allí; habían descubierto que la estimulación sensorial también desencadenaba potenciales evocados en la corteza motora (Malis, Pribram y Kruger, 1953). Por tanto, si la estimulación en corteza puede desencadenar respuesta motora en músculos –su contracción–, también es posible lo contrario: la estimulación periférica de un músculo puede ocasionar respuesta sensitiva en áreas corticales muy delimitadas. Incluso cuando se producen vibraciones mecánicas en un músculo inmovilizado, se siente una ilusión de movimiento (Jones, 1988; Lackner, 1988). Así pues, el sistema motor funcionaría de modo similar al sistema sensorial.

Una vez resaltada la naturaleza «sensorial» de la corteza «motora», la pregunta siguiente no se hizo esperar: ¿Para qué tiene que ser informada

la corteza motora directamente desde la periferia si, según la teoría sherringtoniana, es la vía común final de la actividad cerebral? No se entendía el porqué podíamos encontrar un *input* sensorial en la corteza motora, hasta que una serie de experimentos sobre la organización del control motor periférico ayudaron a su respuesta.

Hasta entonces se pensaba que las señales de los receptores musculares reflejaban con precisión el estado de contracción o de relajación muscular. Ahora se observaba que el sistema nervioso central podía influir en dichos receptores musculares sin producir cambio alguno en los músculos. En efecto, Kuffler y Hunt (1952) y Granit (1955; citado en 1970), demostraron que, si bien la mayoría de las motoneuronas estaban directamente relacionadas con el movimiento (conocidas como alfa-motoneuronas, producen potentes contracciones musculares, al actuar directamente sobre músculos que generan movimientos corporales), había otras, llamadas gamma-motoneuronas (un tercio de las fibras nerviosas que salían de la médula espinal para acabar en los receptores musculares) que controlaban directamente las respuestas sensoriales musculares, sin tener influjo inmediato sobre la contracción muscular; su estimulación eléctrica producía cambios en la médula espinal, pero no en los músculos; eran las encargadas de controlar los cambios en la sensibilidad de los husos musculares, optimizando el rendimiento de los receptores propioceptivos encargados de la elongación del músculo, es decir, de la contracción muscular, gracias a su actuación sobre pequeñas fibras musculares especializadas en la regulación de la sensibilidad de dichos receptores[10] (Matthews, 1964, 1981).

Estos resultados sirvieron para rechazar el modelo «Estímulo → Respuesta», que clásicamente ha intentado explicar el control nervioso de la conducta. A nivel de sistema nervioso periférico ya no podía seguir manteniéndose el modelo de arco reflejo de Sherrington: había bucles o circuitos cerrados «Estímulo ⇄ Respuesta»: el input sensorial, aunque influye en el output motor, también es modificado por éste.

A nivel cortical, el modelo de simple «teclado» también debía sustituirse por una concepción más compleja. Lo que diferenciaba la corteza motora de la corteza sensorial no era, como se pensaba antes, que una fuera eferente y otra aferente (hay *outputs* e *inputs* en ambas), sino en el modo cómo estaban estas eferencias y aferencias en cada una de ellas.

---

[10] Sherrington describió dos tipos de propioceptores, es decir, receptores que proveen información sobre el movimiento del propio organismo: *a)* unos –los que estamos comentando aquí– desencadenan la contracción muscular, y otros inhiben la fuerza muscular; ambos actúan sinérgicamente en caso de movimientos «activos», producidos por causas internas, pero no cuando son «pasivos», es decir, producidos por fuerzas externas al organismo.

Así, la «corteza motora» actuaría a modo de «corteza sensitiva» para las funciones motoras, de manera semejante a como la corteza occipital es sensitiva para las fibras ópticas; igualmente sus lesiones producirían *scotomata* (huecos) de acción, similares a los *scotomata* producidos en el campo visual tras lesiones de corteza visual. En una palabra, la mal llamada «corteza motora» sería más bien un área «moto-sensorial» o «senso-motora».

El descubrimiento de Pribram fue realmente una enorme sorpresa, no sólo en cuanto a su aportación para un mejor conocimiento de la función cerebral, sino incluso –o sobre todo– en cuanto a su anatomía: se empezó a buscar el origen de la vía piramidal..., y se acabó dudando de su propia existencia, como comentamos anteriormente, al encontrar que prácticamente dos tercios de la corteza cerebral (las áreas pre- y post-central y las llamadas áreas de asociación) participaban en la llamada «vía piramidal».

Pasemos a una segunda sorpresa con la que se encontró Karl Pribram. Los hechos que le hicieron replantearse el problema de la función de la corteza motora pueden resumirse en los siguientes:

1.º Pueden quitarse grandes cantidades de corteza «motora» con muy poco daño a la función muscular; por ejemplo, sin que se paralice ningún músculo o grupo muscular.

2.º Pueden quitarse grandes cantidades de corteza «motora» sin que se entorpezca ningún movimiento específico, ni ninguna secuencia motora; si se proyecta una película a cámara lenta, por ejemplo, se observa cómo siguen ejecutándose sin defecto alguno todos los movimientos necesarios para que una tarea concreta se lleve a cabo; no parece que la corteza «motora» juegue un papel esencial en el aprendizaje y retención de secuencias motoras.

3.º Lo que producía la ablación de grandes cantidades de corteza «motora» eran problemas relacionados con la tarea, con la acción: ciertas tareas se realizaban con menor habilidad o con mayor latencia; por ejemplo, monos, a los que se había quitado quirúrgicamente la corteza motora, tras una transitoria parálisis inicial, seguían siendo capaces de secuencias motoras correctas para obtener su recompensa, tales como columpiarse o abrir los pestillos de una caja donde había cacahuetes, que se les daba como refuerzo, si bien ahora solían hacerlo de modo más torpe y «patoso» que lo habitual; sólo les resultaban difíciles algunos actos, cuyas dificultades tenían muy poco que ver con los movimientos específicos que se requerían (Pribram y otros, 1955-1956); lo que parecía alterado en la tarea motora era la articulación; la misión de la corteza «motora», por tanto, sería dirigir la operación de los músculos alrededor de una articulación (Phillips, 1965).

¿Cómo interpretar los resultados observados tras la ablación de gran parte de la corteza «motora»? Que en la corteza «motora» están representados, codificados, no los músculos (anatomía), ni la secuencia de movimientos (fisiología), sino las acciones o actos comportamentales (psicología), es decir, las consecuencias ambientales del movimiento, una serie de logros ambientales específicos llevados a cabo mediante movimientos variados. Como dijo una vez Skinner, del registro acumulado de respuestas que se llevaba a casa por la noche para su análisis, tras pasarse todo el día observando el comportamiento de sus animales en el laboratorio, lo que menos le importaba era si dichas respuestas se debían al picotazo de una paloma, al apretar de una palanca por una rata, o al tirar de una cuerda por un mono.

El hecho de que en la corteza motora no se codifiquen los movimientos particulares en sí, sino los determinantes de una acción, tiene importantes consecuencias en la economía y flexibilidad del proceso que lleva a la acción, dado el carácter intercambiable de movimientos necesarios para lograr un objetivo, tal como conducir un coche, tocar un instrumento, esquiar o, por poner el ejemplo de lo que ahora me ocupa, escribir: puedo escribir la misma palabra no sólo con la mano derecha, con la izquierda, o con el teclado del ordenador, como estoy haciendo ahora, sino incluso con los pies o con la boca, como hacen muchos inválidos; es decir, para la tarea de escribir puedo utilizar diferentes músculos, incluso algunos que nunca antes se habían visto envueltos en tal aprieto, y movimientos completamente distintos: todos ellos utilizan una misma codificación, sin que se afecte el significado de lo escrito. Esto significa libertad en la composición de una acción: para ejecutar un mismo acto, puedo elegir un lápiz, un bolígrafo, una pluma, un ordenador... Y, una vez que he aprendido los procesos necesarios para efectuar dicho acto, por ejemplo escribir con la mano derecha, puedo llevarlo a cabo también y sin excesiva práctica extra con variaciones dentro del mismo proceso: mi escritura con la boca en la pizarra, o con el pie sobre la arena de la playa, quizá dejaría algo que desear en cuanto a caligrafía, pero seguiría siendo reconocible. Hagan la prueba.

Diferentes músculos y movimientos, por tanto, pueden producir una idéntica acción, que sería la consecuencia del objetivo o logro imaginado –consciente o inconscientemente– con antelación a la propia acción, y que permanece invariable durante toda ella.

Solo añadir que, mientras algunos logros, como el mencionado de la escritura, son en gran parte aprendidos, otros, como el andar o el comer, se programan genéticamente, no faltando algunos de cariz intermedio, como el hablar.

4. TRANSFORMACIÓN DE LOS MOVIMIENTOS EN ACCIONES

¿Cómo se coordinan los distintos movimientos para llevar a cabo una acción concreta? ¿Cómo pueden codificarse en el cerebro los determinantes de un acto, como el de escribir una palabra en el ejemplo anterior, de tal modo que las representaciones resultantes puedan controlar los movimientos para producir la acción deseada? ¿Están representados en el cerebro, de alguna manera, los músculos y las articulaciones? ¿Guarda el cerebro una a modo de imagen de un cuerpo ideal que le permita definir los movimientos exactos de un cuerpo real en el mundo exterior? Tras una comprensible perplejidad inicial, dos experimentos clásicos han venido a aclarar la cuestión de cómo participa la corteza «motora» en la transformación del movimiento en acción, simplificando mucho el problema de la codificación cerebral, es decir, la traducción de estímulos ambientales en señales eléctricas que contengan toda la información. Nos referimos a las aportaciones de Bernstein (f 967) y Evarts (1967, 1968), complementadas por otros experimentos realizados por nosotros mismos años después (Pribram y otros, 1984; Ramírez y otros, 1980; Sharafat y Ramírez, 1981; Sharafat y otros, 1980).

4.1. La corteza «motora» podría computar de modo similar a un análisis de Fourier

En los años treinta, Bernstein (citado en 1967) filmó una serie de personas sobre fondo negro; enfundadas en leotardos negros con tiras blancas en sus extremidades y puntos blancos a la altura de sus respectivas articulaciones, hacían una serie de movimientos, tales como clavar clavos o correr por un terreno abrupto. Tras el revelado de la película, cinematográficamente sólo se veían las tiras y puntos blancos cuyos movimientos formaban ondas continuas que podían analizarse matemáticamente.

En efecto, un análisis matemático de Fourier [u] de las formas onduladas en movimiento permitía predecir con precisión [12] los subsiguientes

[11] Para aquellos no especialistas, convendrá recordar que el teorema de Fourier propone que cualquier configuración puede ser representada mediante su descomposición en una serie de ondas regulares, que difieren entre sí en amplitud, frecuencia y fase; luego podrá restaurarse completamente la configuración original mediante un número infinito de coeficientes que describen la eficiente interacción entre dos factores [en la práctica, suele ser suficiente con la utilización de 7 a 12 componentes de frecuencia]. La utilidad de su análisis se basa en la representación del seno y del coseno de cada frecuencia y en la medida de la amplitud de sus intersecciones como si fueran coeficientes discretos.

[12] Se podría predecir «con una exactitud de milímetros en forma de una suma de tres o cuatro oscilaciones armónicas, las llamadas sumas trigonométricas de Fourier» (Bernstein, 1967).

movimientos que conformaban la acción. Por ejemplo, se podía predecir con menos unos pocos milímetros de error dónde caería el martillo al clavar los clavos, o a qué altura levantaría el pie cuando iba corriendo.

Si Bernstein fue capaz de tales cálculos de modo similar a como analizó von Bekesy (1967) los mecanismos inhibidores cerebrales, es decir, utilizando los equivalentes temporales de las ecuaciones que describen el holograma (ver Pribram y Ramírez, 1980; 1981), la corteza «motora» también podría hacerlo así: descompondría las frecuencias mediante un análisis de Fourier de los componentes de las pautas motoras y sus cambios, codificando toda una serie de propiedades ambientales, como las expresadas al moverse un cuerpo.

Las observaciones de Bernstein sugieren que la constancia lograda en la acción resulta del ajuste y sintonización de los movimientos a la fuerza experior que llega a los receptores musculares, siendo independiente de la mayor o menor contracción de un músculo o grupo de músculos, y de los movimientos particulares. En gran medida, por tanto, el mecanismo neural central se concentra en dichos ajustes y compensaciones hasta lograr una representación que refleje la fuerza exterior, de modo similar a como una imagen se refleja en un espejo.

Bernstein insiste igualmente en la estructura sistémica del movimiento; la compleja composición del sistema motor requiere inervación eferente y aferente No es suficiente un mero impulso motor eferente, pues entonces el movimiento sería incontrolable; todo movimiento que pretenda conseguir algo, necesita recibir también impulsos aferentes. El aparato locomotor tiene muchos grados de libertad precisamente gracias a la participación de diferentes grupos de articulaciones en los movimientos. La necesaria corrección constante de un movimiento se debe a los impulsos aferentes, que informan sobre la posición en el espacio y sobre los cambios en el tono muscular. De esta manera se logra el objetivo o tarea deseados (machacar el clavo en vez del dedo, o no tropezar al correr), y además con el mismo resultado a pesar de usar medios muy variados y diferentes (escribiendo la misma palabra con la mano, con la boca o incluso mediante el ordenador). Los *inputs* o impulsos aferentes, pues, son esenciales para la necesaria restricción del prácticamente infinito número de inervaciones existentes y para reducir el grado de libertad de movimiento a lo pretendido en cada circunstancia.

Los experimentos de Bernstein, por tanto, sugieren que los centros motores cerebrales: *a)* interpretarían las pautas motoras de modo similar a como actúa el holograma, es decir, almacenándolas holográficamente en las estructuras articulares, donde se contiene toda la información necesa-

ria, aferente y eferente; y *b)* usarían dicha imagen motora para dirigir los movimientos sucesivos encaminados a realizar los siguientes pasos ya planeados.

4.2. La corteza «motora» computa de modo similar a un análisis de Fourier

Evarts (1967, 1968) confirma experimentalmente que la corteza motora actúa de modo similar a un análisis de Fourier, tal como lo sugería el experimento de Bernstein, siendo sensible a la fuerza externa que actúa sobre la contracción muscular, y ofreciéndonos una clave sobre qué determinantes de actos se codifican.

Tras registrar unidades neuronales en la corteza motora en monos a los que les hacía mover una palanca con mayor o menor fuerza, Evarts observó que la actividad neuronal variaba, no en función de la longitud de los músculos utilizados, ni de su contracción, sino según la resistencia que encontraban, es decir, la fuerza necesaria para mover la palanca: las neuronas se activaban antes de iniciarse el movimiento, según su expectación sobre la mayor o menor fuerza necesaria para realizar la acción.

En resumen, lo que se codifica en la corteza «motora» es una representación del campo de fuerzas que describe las fuerzas necesarias para llevar a cabo una acción. La corteza «motora», pues, ha de concebirse más bien como una corteza sensorial sensitiva a las fuerzas ambientales, que: *a)* participa en la modulación del estado de disponibilidad *(readiness)* ante cambios de fuerzas, a través de sus conexiones con los ganglios básales; y *b)* anticipa lo que va a realizar *(achievement)* mediante cambios en la fuerza, a través de sus conexiones con el cerebelo. Estas estructuras subcorticales –ganglios básales y cerebelo– asistirían a la corteza «motora» en la decisión de qué neuronas han de activarse, y en qué orden, para lograr el objetivo pretendido.

4.3. La corteza «motora» analiza frecuencias de modo selectivo

La idea de que la corteza «motora» actúa de modo similar a la sensitiva, es decir, de manera compatible con la teoría holonómica cerebral, ha sido confirmada por otra serie de experimentos llevados a cabo en el Laboratorio de Neuropsicología de la Universidad de Stanford (Pribram y otros, 1984; Ramírez y otros, 1980; Sharafat y Ramírez, 1981; Sharafat y otros, 1980) para ver si había neuronas motoras que respondieran primariamente a las dimensiones espectrales de los movimientos: frecuencia, amplitud y fase.

El registro de la actividad de unidades neuronales en corteza y en ganglios básales de gatos cuya extremidad anterior contralateral se movía pasivamente en forma sinusoidal, a nueve frecuencias distintas, administradas al azar, mostró que muchas neuronas respondían selectivamente a un número limitado de frecuencias; unidades neuronales vecinas entre sí podían tener sintonizaciones muy distintas. Estábamos por tanto ante algo similar a lo que los Premios Nobel Hubel y Wiesel (1959, 1962) habían descubierto en la corteza visual del gato: propiedades relacionadas con la frecuencia espacial de las formas visuales (Pribram, Lassonde y Ptitto, 1981). Los campos receptores encontrados por nosotros en la corteza «motora» eran incluso mayores en número al descrito por ellos en la corteza visual: aproximadamente un 20-22 por 100 de ellos sintonizaban a una estrecha banda de medio octavo de la frecuencia del movimiento de la extremidad, mientras que en el caso de la corteza visual sólo un 10-12 por 100 de los campos receptores eran específicos a la frecuencia.

Nuestros resultados nos permitieron concluir que algunos campos receptores del sistema motor sintonizaban selectivamente con movimientos a ciertas frecuencias concretas. Ahora bien, ¿reflejaban estas resonancias la codificación de la frecuencia en sí, o serían productos meramente espúreos, producidos por su selectividad a otras variables presentes, tales como la velocidad de movimiento, la longitud de onda, o la posición en el ciclo del movimiento?

La actividad neuronal variaba específicamente en función de la frecuencia, pero inespecíficamente a la velocidad, a su aceleración o a la longitud de onda, hecho que indicaba que los campos receptores no respondían a dichas variables[13].

Sin embargo, los campos receptores de la corteza «motora» –no los registrados en centros subcorticales, tales como la cabeza del núcleo caudado– sí se mostraban sensibles a la posición de la extremidad en el ciclo de movimiento, es decir, codificaban su cambio de fase: solían desencadenarse casi siempre al final del ciclo, y sólo para una banda concreta. Estos datos coincidían igualmente con los observados en el sistema visual: las células corticales –pero no las subcorticales– mostraban una selectividad a la orientación espacial de lo visto. En ambos casos, las neuronas subcorticales codificarían la frecuencia de movimientos, siendo indiferentes a su fase, mientras que a nivel cortical una consideración adicional sería el cambio en fase, en la orientación del movimiento a una cierta frecuencia.

[13] Hay que reseñar, no obstante, que otros autores (p.ej, Evarts, 1968), estudiando el movimiento activo en vez del pasivo, sí encontraron en la corteza «motora» células sensitivas selectivamente a la velocidad.

En conclusión, los campos receptores corticales son selectivos a la frecuencia, pues cualquier sensibilidad al cambio de fase presupone la codificación de la fase y, consecuentemente, de su frecuencia. Por tanto, la teoría holonómica también es aplicable al procesamiento neuronal de la acción (Pribram y otros, 1984; Sharafat y Ramirez, 1981; Sharafat y otros, 1980), al igual que lo es para la comprensión de la percepción (Pribram y Ramírez, 1980; 1981). Otros hallazgos posteriores complementan los nuestros, confirmando que las neuronas de la corteza «motora» se ordenan en columnas, cada una especializada en una dirección del movimiento, agrupadas a su vez en colonias que suman vectorialmente sus contribuciones individuales (Georgopoulos y otros, 1983).

Los resultados experimentales previamente relatados, por tanto, permiten simplificar mucho el problema de la codificación cerebral, es decir, la traducción de estímulos ambientales en señales eléctricas que contengan toda la información necesaria para realizar una acción.

5. EL TERMOSTATO COMO MODELO DE MECANISMO MOTOR

Ya estamos en disposición de preguntarnos cuáles serían los pasos del mecanismo motor: la información ambiental llega a la corteza «motora», donde inmediatamente se llevan a cabo una serie de cálculos. Posteriormente los datos van al cerebelo, donde se almacenan *(on Une),* pudiéndose analizar más rápidamente que otras funciones cerebrales, mediante transformadas de Fourier. Luego se envían *(off line)* ya sea a la corteza «motora», ya a los ganglios básales.

Este modelo motor parece asemejarse más a un termostato que a un teclado de piano. Como recordarán, un termostato consta de: *a)* dos piezas metálicas cuya separación varía de acuerdo con la sensibilidad a los cambios térmicos: por ejemplo, cuando hace frío en una habitación, se separan las piezas, encendiéndose el termostato, y cuando hace calor, se unen, apagándose; y *b)* una pequeña rueda que permite regular a distinta temperatura, graduándola a un *setpoint,* es decir, a un punto de activación prefijado de antemano. Pues bien, de manera similar al termostato, los receptores periféricos también son sensibles a dos cosas: *a)* a la tensión muscular, que refleja la fuerza ejercida sobre el músculo; y *b)* a las señales procedentes del sistema nervioso central, a través de las gamma-motoneuronas: el sistema nervioso central controla la función muscular cambiando su regulación mediante el sistema gamma-motor, en vez de mover directamente los músculos. Como afirma Mettler (1967), cada vez resulta más evidente la

participación de las gamma-motoneuronas en la regulación de la sensibilidad del receptor muscular a los cambios de tensión muscular.

De la misma manera que el termostato no necesita ningún ritmo prefijado de encendido y apagado de la calefacción, sino que variará según las exigencias térmicas ambientales, así el cerebro tampoco necesita seguir los ritmos de contracción y de relajación en cada uno de los doscientos y pico músculos de que consta el organismo humano para efectuar una acción tan delicada como, por ejemplo, tocar el piano, en la que se exige incluso que el taburete del pianista esté a una altura exacta, sino que sólo requerirá la información necesaria para llevar a cabo dicha acción.

¿Y cómo puede lograrse esta información? Pues mediante ecuaciones que sumarizan la secuencia de fuerzas ejercidas, es decir, la repetición de tensiones musculares, tal como ocurre en holografía. El hecho de cambiar de categorización, o sea, de pasar de un código a otro –por ejemplo, combinando elementos en grupos–, no lleva consigo pérdida de información alguna.

El modelo de mecanismo motor muestra:

1) dos grandes sistemas *en feedback,* de seguimiento, en paralelo, con dos *inputs* o aferencias al mismo mecanismo: a) el tálamo y los ganglios básales, organizando pautas de movimiento automático; y 2) el cerebelo, programando el movimiento (véase Fig. 4-6); y

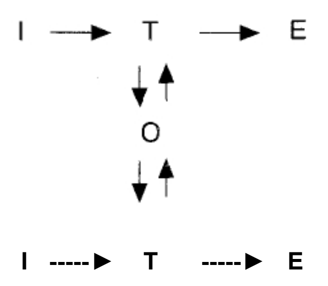


Figura 4-6. Sistemas en *feedback.*

2) un proceso en *feedforward,* programando por anticipado, en espiral, como una hélice (véase figura 4-7).

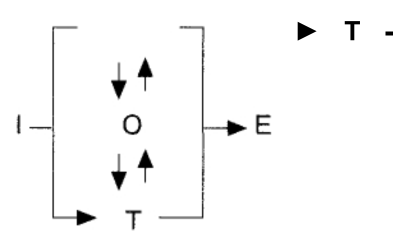


Figura 4-7. Sistema en *feedforward.*

El control de estos niveles organizados jerárquicamente se parece mucho al funcionamiento de los termostatos, en los que se compara el *input* con el *setpoint* o punto prefijado de activación, dentro de un sistema temporalmente estable: si no coinciden, se produce una desestabilización que desencadena una serie de operaciones de *test* y *re-test* encaminadas a restaurar la estabilidad, siguiendo el ya clásico modelo TOTE *(Test-Operate-Test-Exit)* aportado por Pribram (Miller, Galantier y Pribram, 1960). Sólo añadir que los factores críticos, estas transformaciones y sus análisis, no ocurren ni a la entrada, ni a la salida, sino dentro del propio bucle o circuito cerrado (véase Fig. 4-8):

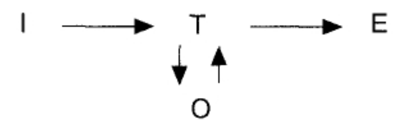


Figura 4-8. Modelo TOTE.

6. RESUMEN

La ejecución de acciones está controlada por imágenes de logro *(achievement)* que muestran el objetivo pretendido con anticipación al propio movimiento. Esta destreza se logra mediante un proceso de aprendizaje que permite llevarlas a cabo hábilmente. Este proceso de optimización, producto de una interrelación recíproca entre los sistemas corticales y los límbicos, va eliminando errores, mientras que el control de su ejecución, a su vez, será producto de otra interrelación recíproca entre los sistemas corticales y los cerebelosos. Los centros inferiores de integración y las respuestas sensoriales devolverían la información recibida hacia los centros superiores. El cerebelo actuaría como guía sensorial del movimiento, y los ganglios básales ayudarían a seleccionar los mecanismos motores que generan las estructuras básicas de los movimientos. El control motor, por tanto, es ejercido por redes de bucles o circuitos interconectados, dependiendo de la interacción entre muchas regiones del sistema nervioso central, siendo la contribución subcortical quizá mayor de lo que clásicamente se le ha reservado.

El control de estos niveles organizados jerárquicamente se parece mucho al funcionamiento de los termostatos, en los que se compara el input con el punto prefijado de activación, dentro de un sistema tempo-

ralmente estable: si no coinciden, se produce una desestabilización que desencadena una serie de operaciones encaminadas a restaurar la estabilidad, siguiendo el ya clásico modelo TOTE *(Test-Operate-Test-Exit)* aportado por Pribram.

SEGUNDA PARTE

La variedad de la experiencia consciente: raíces biológicas y usos sociales

Por KARL H. PRIBRAM

(*) Karl H. Pribram. Centro de Investigación Cerebral y Ciencias de la Información. Departamento de Psicología. Universidad de Radford. Radford, VA 24142.

Introducción

FORMAS DE LA EXPERIENCIA CONSCIENTE

A lo largo de los dos últimos siglos, desde las observaciones pioneras de Francés Gall (1809-1969), se ha hecho evidente que hay una relación especial entre el tejido cerebral y la diversidad de las experiencias conscientes.

El procedimiento iniciado por Gall, de comparar el lugar de la patología cerebral con las alteraciones de los comportamientos de los pacientes cuyo cerebro examinó, continúa utilizándose hoy día en la neuropsicología clínica.

Sin embargo, aunque en la actualidad suele aceptarse esta relación especial entre el cerebro y la experiencia consciente, no todos estamos de acuerdo ni en la naturaleza básica de dicha relación ni en las consecuencias que la comprensión de esta naturaleza puedan tener sobre el conocimiento de nosotros mismos y de nuestra relación con los demás. En este respecto, aparentemente, no hemos llegado más lejos que los filósofos de los dos últimos milenios.

Creo que ha llegado la hora de que se produzca un progreso en el entendimiento: la interpretación correcta de la gran cantidad de datos experimentales y observacionales detallados ahora disponibles puede proporcionar funciones específicas de transferencia que unan la relación mente-materia dentro de una ciencia coherente.

Para empezar, la llegada de la informática ha proporcionado la transparencia que faltaba hasta hace poco tiempo. Yo uso mi ordenador como un procesador de textos, tecleando palabras y frases inglesas. El sistema del procesador de textos, por medio de un sistema operativo, ensamblador, ASCII, octal o hexadecimal, transforma lo escrito por mi teclado en binario, que es el «lenguaje» del ordenador. No hay nada en la descripción del idioma inglés, ni en la del lenguaje de máquina binario que parezca seme-

jante. A pesar de esto, en virtud de las diferentes transformaciones producidas por las operaciones de codificación y descodificación de las diferentes fases que llevan de la escritura mecanografiada al binario, la información de la escritura mecanografiada es preservada en el lenguaje del ordenador.

De modo semejante, en la experiencia consciente hay poco que se parezca al funcionamiento del aparato neuronal con el que tiene una relación tan especial. Sin embargo, cuando las diversas transformaciones, las funciones de transferencia, los códigos que intervienen entre la experiencia y las operaciones neuronales están suficientemente detallados, puede ser alcanzado un nivel de descripción en el que las transformaciones de la experiencia son «homomórficas» con «el lenguaje» usado por el cerebro. Como veremos a lo largo de estas páginas, este lenguaje es el de las operaciones de un microprocesador, teniendo lugar en los campos sinaptodendríticos; es un lenguaje matemático parecido a aquél que describe procesos en microfísica, es decir, en física subatómica. Por lo tanto, la relación entre cerebro y experiencia consciente se produce a nivel de microprocesamiento. Los microprocesadores a nivel de neuronas y de sistemas neuronales llegan a configurarse de modo variado para producir la diversidad de experiencias conscientes.

Primero, hay *estados neuroquímicos* que están relacionados con estados de conciencia, como lo confirma el funcionamiento de los anestésicos y el activo campo de la psiconeurofarmacología. Las catecolaminas y las indolaminas, actuando en zonas específicas del cerebro, producen una variedad de estados de conciencia tales como insomnio y sueño, depresión y alegría, y probablemente, incluso estados disociales tales como aquéllos observados en esquizofrenia; concentraciones de glucosa en sangre y osmolaridad producen hambre y sed; las hormonas sexuales producen sensaciones sexuales; y péptidos tales como las endorfinas y las encefalinas están relacionados con experiencias de dolor y stress, y con y su opuesto, el bienestar.

Segundo, hay descripciones detalladas de las relaciones entre los sistemas sensoriales del cerebro y los aspectos sensoriales de la percepción: estos son los responsables de la organización de los contenidos de la conciencia (ver Pribram, 1991), para un relato detallado del sistema neuronal y funciones neuronales envueltas en la visión de figuras.

Tercero, los estados de la conciencia a menudo determinan contenidos y pueden ser determinados por ellos. Cuando uno está hambriento tiende a ver señales de restaurantes (Zeigarnik, 1972), y el mero pasar andando por delante de una pastelería abre el apetito. Esta unión entre estados y contenidos de la conciencia es mediada por un proceso comúnmente llamado *atención.*

5

Fuentes para un modelo de funciones cerebrales en la conciencia

1. ALGUNOS CASOS CLÍNICOS

A un paciente se le ha extraído un tumor del lóbulo occipital de un hemisferio cerebral. A causa de la operación es incapaz de reportar la visión de objetos que le son presentados en el lado contralateral, es decir, el opuesto a la extracción; pero, sin embargo, es capaz de señalar correctamente la localización del objeto e incluso responder correctamente a las diferencias en su forma (Weiskrantz, Warrington, Saunders, & Marshall, 1974, Weiskrantz, 1986). Incluso cuando le dicen repetidamente que está respondiendo bien, él insiste en que no es consciente de estar viendo nada y está sólo suponiendo. Se conoce como «visión ciega» (*blind sight*).

A otro paciente se le han extirpado las estructuras mediales de ambos lóbulos temporales. Responde bien a *tests* de memoria inmediata, tales como recordar un número de teléfono recién leído en alto, pero unos minutos después no sólo es incapaz de recordar el hecho de haber oído un número, sino que ni siquiera recuerda haber sido examinado. Incluso después de veinte años de exposición regular a una misma persona –su terapeuta–, el paciente es incapaz de reconocerla como familiar (Scoville & Milner, 1957). Incluso este mismo paciente, cuando ha sido entrenado para responder con destreza a una tarea difícil o para distinguir entre objetos, puede mantener tales destrezas a lo largo de los años, a pesar de no ser consciente de haber sido expuesto a tal entrenamiento (Sidman, Stoddard, y Mohr, 1968).

Otro caso es el de una paciente con lesión bilateral de su lóbulo temporal, parecida a la anterior, aunque más limitada. Era una voraz comilona, y había engordado casi cincuenta kilos desde la operación. Pero si se le preguntaba si tenía hambre, o si le apetecía algo en especial, lo negaba, incluso cuando se la encontraba robando comida de los otros pacientes (Pribram, 1965).

Esto no es todo. Un paciente puede tener dañadas las principales vías que conectan sus hemisferios cerebrales. Sus respuestas a los estímulos que le son presentados en lados opuestos son independientes entre sí. Su lado derecho no es consciente de lo que está haciendo su lado izquierdo, y viceversa. La división del cerebro ha producido una división en la conciencia (Sperry, 1980; Gazaniga, 1985).

En la clínica es más frecuente encontrarse con pacientes paralizados de un lado, debido a una lesión del sistema motor cerebral. La parálisis se pone de manifiesto especialmente cuando el paciente intenta seguir instrucciones que le son dadas, o que él mismo inicia; pero desaparece cuando está muy motivado a realizar respuestas arraigadas, por ejemplo cuando se inicia un incendio, o como parte de una acción más general. Sólo el control intencional y solitario se ve afectado por la lesión.

Observaciones como éstas sirven para plantear los problemas que los científicos necesitan solucionar. No sólo demuestran la íntima relación que existe entre el cerebro y la conciencia; también hacen necesario el tener en cuenta la disociación entre conocimiento consciente, sentimientos e intenciones por un lado, y actos del comportamiento inconscientes y automáticos en el otro. Quizá, por tanto, no resulte demasiado sorprendente la reciente profusión de enfoques hacia el estudio de la conciencia. Un breve resumen de mis propias luchas con el problema puede ser útil al presentar algunas de las ideas involucradas.

2. PLANES COMO PROGRAMAS NEURALES

2.1. Procesamiento de la información

La discusión comenzó a finales de los cincuenta y principios de los sesenta con casos clínicos tales como los descritos anteriormente. Eran presentados como un antídoto al conductismo radical que prevalecía entonces en la psicología experimental (Pribram 1959 -1962). Basados en ellos, se ofreció una explicación más adecuada del procesamiento de información, en términos de analogía de un programa de ordenador, bajo el nombre de «conductismo subjetivo» (en el ya clásico libro *Plans and*

the Structure of Behavior (Miller, Galanter, y Pribram, 1960). Desde entonces, la analogía se ha convertido en un modelo óptimo conocido como «Ciencia Cognitiva» que, en contraste con el conductismo radical, tiene en cuenta los relatos verbales de la experiencia subjetiva y consciente, como áreas a investigar y datos a ser utilizados en investigación.

Además de los programas de ordenador, los científicos cuentan también con multitud de mecanismos de control que pueden servir de modelo y como excelente ayuda para una mejor comprensión y análisis experimental del cerebro. De interés especial es la distinción entre operaciones de *feedback* y operaciones de *feedforward,* pues es una distinción clave para entender la diferencia entre el control de comportamiento voluntario y automático.

Las organizaciones *en feedback* funcionan como termostatos, como los conocidos procesos cerebrales homeostáticos de Cannon (1927), que controlan la fisiología del organismo. Más recientemente, se ha establecido que los procesos sensoriales también siguen tales organizaciones *en feedback* (véase su revisión en Miller, Galanter, y Pribram, 1960; Pribram, 1971a, capítulos 3 y 4). Por lo tanto, control *en feedback* es algo esencial en la organización cerebral.

Pero en los análisis de la función cerebral durante las últimas décadas ha aparecido otro fundamento, en cierta manera menos comprendido. Se denomina *feedforward o* procesamiento de información (véase por ejemplo, McFarland, 1971, capítulo 1). Yo he descrito en detalle en otras publicaciones (Pribram, 1971a, capítulo 5; Pribram y Gilí, 1976, capítulo 1) mi propia forma de entender los mecanismos de *feedforward* y sus conexiones con el control en *feedback.*

Brevemente, sugiero que los *feedbacks* son semejantes a los métodos descritos en la primera ley de la termodinámica (la ley de la conservación de la energía) en cuanto que son capaces de procesar errores reaccionando a las magnitudes de cambio dentro de las condicionantes que describen un sistema. Funcionan para restablecer el equilibrio en el sistema.

Por contraste las organizaciones en *feedforward* procesan «información» que incrementa los grados de libertad del sistema. El modo cómo se lleva a cabo esto es descrito en términos del «demonio de Maxwell» y la solución de Szilard al problema planteado por estos «demonios», es decir, cómo puede conservarse la energía mediante una frontera (un sistema de condicionantes) que «reconoce» ciertas configuraciones de energía y las deja pasar mientras que impide el paso a otras (véase revisión en Brillouin, 1962). En tal tipo de sistemas la energía utilizada en el proceso de reconocimiento debe aumentar continuamente, pues el «demonio» de hecho tiende a desintegrarse como resultado del impacto de la energía

aleatoria. Las operaciones de *feedforward* son por tanto semejantes a los procesos descritos por la segunda ley de la termodinámica, que trata sobre la eficiencia con que se usa la energía, la cantidad de trabajo útil organizado en el cual se aplica la energía, no sobre su conservación. Dado que por entropía se entiende la medida de cantidad de organización potencial disponible en un sistema (Pribram, 1991, páginas 36-40), a la información a menudo se la llama «neg-entropía» (véase por ejemplo Brillouin, 1962). Psicofísicos y psicofisiólogos del siglo XIX han tratado directamente con operaciones de *feedforward* . Así, Helmholtz (1924) describe el mecanismo de control voluntario de los movimientos del ojo como una inervación paralela de los músculos del ojo y una «pantalla» en la cual el *input* de la retina cae de modo que los movimientos voluntarios del ojo se acompañan de una inervación correctiva de los sistemas de *input* cerebral. Cuando el globo ocular es empujado por un dedo, no tiene lugar esta inervación, y el mundo visual se mueve como si diera saltos. Brindley y Merton (1960) realizaron un experimento decisivo: cuando los músculos del ojo están paralizados y se realiza un movimiento voluntario del ojo, a pesar de que el ojo permanece inmóvil, el mundo visual se mueve.

2.2. Procesos primarios y secundarios

Freud (1895-1966) ya anticipó esta diferenciación entre *feedback* y *feedforward* , en su descripción de sus procesos primarios y secundarios (Pribram y Gilí, 1976). Freud distinguió tres tipos de mecanismos neurales como constituyentes de los procesos primarios. Uno es la descarga muscular; el segundo es la descarga de sustancias químicas en la corriente sanguínea, y el tercero es la descarga de una neurona sobre sus células vecinas. Todos estos mecanismos neurales incluyen *feedback* potencial o real. La descarga muscular produce una reacción del medio y envía al cerebro un informe sensorial de la descarga cinestésica. La descarga neuroquímica, mediante la estimulación de otras sustancias químicas del cuerpo a las que el cerebro es sensible, produce *un feedback* positivo, llamado por Freud «la generación de lo no placentero» (éste es el origen del «dis-placer» y, más tarde, del principio del placer). La descarga de una neurona en sus vecinas es la base de procesos asociativos que llevan a un aumento recíproco (un *feedback)* en la excitación neural entre neuronas, que es la base para la facilitación (una bajada de resistencia) de sus sinapsis (aprendizaje).

Por el contrario, los procesos secundarios o cognitivos, según Freud, están basados en una multitud de mecanismos neurales relacionados jerár-

quicamente que retrasan la descarga. Estos retrasos convierten los deseos (la suma de facilitaciones excitatorias) en actos voluntarios que permiten a la atención el llevar a cabo un mecanismo de prueba de la realidad, mediante un doble *feedback* que liga el deseo al *input* externo, un proceso de comparación. Por tanto, el proceso de comparación consciente mediante la atención es un mecanismo esencial que permite que ocurran operaciones cognitivas voluntarias.

Para Freud, y para la neurología vienesa del siglo XIX en general, la conciencia y su comportamiento resultante voluntario eran funciones de la corteza cerebral, mientras que la mayor parte del cerebro –que no es cortical– regularía el comportamiento del que no somos conscientes: el comportamiento automático e inconsciente. Entonces, ¿cómo funcionan los procesos corticales en el conocimiento consciente?

3. PROCESAMIENTO DE IMÁGENES NEURALES

3.1. Introducción

Como acabamos de ver en los casos descritos anteriormente, los planes no son suficientes. Los neurocientíficos actuales comparten con la neurología del siglo XIX la necesidad de entender el importante papel de la corteza cerebral en las construcciones que constituyen la consciencia. Freud abordó este problema mediante la distinción entre las propiedades más bien cualitativas de las sensaciones y las propiedades más cuantitativas de asociación, memoria y motivación. Su distinción se basaba en términos de resonancia cortical de los patrones de periodicidad traducida por los receptores sensoriales. Tal distinción, e incluso el mecanismo propuesto por Freud, sigue vigente hoy en día. *En Plans and the Structure of Behavior* (1960), a las sumas de los *tests* y a las comparaciones entre el *input* y el informe de las consecuencias de las operaciones se las llama «imágenes». Y en *Languages of the Brain* (1971) se demuestra que el procesamiento de imágenes tiene que ver con las resonancias entre campos receptivos corticales de frecuencia selectiva. La periodicidad y la frecuencia son recíprocas entre sí, especificando ambas el procesamiento espectral.

De acuerdo con esta propuesta, las imágenes se crearían mediante un procesamiento cerebral que se caracteriza por un orden anatómico organizado con precisión, que además mantiene un transformismo topográfico entre receptor y córtex, pero que puede ser seriamente dañado o destruido (hasta el 90 por 100) sin por eso disminuir la capacidad de la parte restante de funcionar en lugar del conjunto.

Estas características me llevaron a sugerir, a mediados de los sesenta (Pribram, 1966), que, además del ordenador digital, los modelos cerebrales necesitaban tener en cuenta el tipo de procesamiento espectral determinado por efectos de interferencia dentro de una gama de frecuencias realizadas por sistemas ópticos. Tal procesamiento de información óptica se llama Holografía. Los hologramas presentan exactamente el mismo tipo de propiedades de crear imágenes observadas para el cerebro: es decir, un proceso alineado detalladamente que distribuye información. En el cerebro este orden anatómico cumple la función que las vías de luz coherente cumplen en sistemas ópticos, mientras que las redes horizontales de inhibición lateral perpendiculares al orden, funcionan como lentes (Pribram, 1971a; Pribram, Nuwer y Barón, 1974; Pribram y Ramírez 1980; 1981).

3.2. El modelo holográfico

Propuse que los responsables de la organización de los procesos de tipo neural holográfico serían algunos microprocesadores específicos. Esta propuesta implica a los cambios de potenciales de bajo grado (polarizaciones) que acontecen en las uniones entre neuronas y sus dendritas. Los elementos críticos serían las interacciones inhibitorias (hiperpolarizaciones) en redes neuronales horizontales que no propagan impulsos nerviosos. Tales redes son las responsables de la fina estructura del proceso cerebral. Por ejemplo, en la retina, serían responsables de la organización de los procesos visuales –en realidad, los impulsos nerviosos no se dan en absoluto en las fases iniciales de proceso retinal (véase resumen en Pribram, 1971a, capítulo 1 y 3)–. La propuesta de que la creación de imágenes en el hombre tiene lugar por medio de un proceso de tipo neural holográfico, explicada detalladamente en otros lugares (Pribram, 1971a; Pribram, Nuwer y Barón, 1974; Pribram y Ramírez 1980; 1981), sólo se diferencia de la neurofisiología clásica en la importancia dada a los cálculos logrados por la influencia recíproca entre polarizaciones locales, lentas y graduales, que son entidades neurofisiológicas bien asentadas científicamente. No hace falta considerar ningún nuevo principio neurofisiológico.

Respecto al tema de las relaciones entre cerebro y mente, el modelo holográfico es de especial interés, porque la imagen que resulta del proceso holográfico está situada a una cierta distancia del holograma que lo produce. Por lo tanto, debemos estar menos perplejos ante el hecho de que nuestras propias imágenes no se refieran al ojo o al cerebro, sino que estén proyectadas hacia el espacio exterior. E Premi Nobel VonBekesy (1967)

realizó una serie de experimentos que detallan el proceso por el que aparece tal proyección: inhibición lateral, lo análogo a las lentes en sistemas ópticos, como se indicó anteriormente. Básicamente el proceso es similar al que caracteriza la localización de imágenes auditivas entre dos altavoces en un aparato estereofónico. A partir de este hecho, se puede entender cuan absurdo es preguntar cuestiones acerca de la localización cerebral de la conciencia. Aunque el procesamiento ocurre obviamente en el cerebro, la experiencia subjetiva no se relaciona con el proceso cerebral en sí, sino con su resultante. Nunca se podría encontrar la «conciencia» diseccionando el cerebro, de la misma forma que nunca se encontraría la gravedad escarbando en la tierra.

Sin embargo, una serie de razones impidieron que esta temprana promesa fuera aceptada rápidamente por la comunidad científica. El hecho de que neurofisiológicamente la función holográfica se limite a áreas dendríticas individuales *(patches),* aunque superpuestas, no fue fácilmente reconocido por los psicofísicos, quienes, por el contrario, se esforzaban en rechazar la posible distribución global de las funciones. Tuvieron que ser ingenieros, por ejemplo Bracewell (véase resumen en Pribram, 1969), quienes primero mostraron que tal holografía (la de *patches)* podía producir –y de hecho producía– imágenes tridimensionales correlacionadas cuando se transformaban inversamente, una técnica que se convierte en la base del procesamiento de imágenes ópticas en la tomografía. La aplicación de este principio a la estructura del campo receptivo (Robson 1975) resolvió el problema psicofísico.

Más aún, estaba poco claro cómo se relacionaban los principios que participaban en la holografía con las medidas corrientes de la fisiología cerebral. Por ejemplo, las ondas cerebrales registradas con electrodos superficiales son demasiado lentas para llevar la cantidad de información requerida. Tampoco era evidente que la relación de cuadratura necesaria para realizar una transformada holográfica de Fourier, pudiera encontrarse en las propiedades del campo receptivo de la corteza cerebral. Finalmente, había una confusión considerable en cuanto a qué tenía que ser codificado para proporcionar un proceso neural holográfico.

Todas estas objeciones han sido superadas en gran medida. El nanocircuito de microtúbulos neurales proporciona una forma de onda de frecuencia suficientemente alta para el microprocesamiento sinaptodendrítico (por ejemplo, Hammeroff,1987). La cuadratura ha sido encontrada en áreas smaptodendriticas que constituyen un campo receptivo dentro de las columnas del córtex visual (Pollen y Ronner, 1980). Y la codificación de coeficientes de intersecciones entre ondas, no de ondas *per se,* se demostró clave para el proceso (Pribram, 1991).

A pesar de estas pruebas, Churchland (1986), reflejando la opinión mayoritaria de la comunidad neurocientífica señaló que: «el cerebro es como un holograma, en cuanto que la información parece estar distribuida entre un grupo de neuronas. Sin embargo, dejando a un lado esta aportación, la teoría holográfica no ha sido capaz de explicar el fenómeno de almacenamiento y recuperación. Aunque se concentró un esfuerzo considerable en desarrollar la analogía (véase por ejemplo, Longuet-Higgins, 1966) no se logró explicar de modo aceptable los procesos mediante los cuáles los datos son almacenados, recuperados, olvidados, etc. Tampoco las matemáticas del holograma parecen abrir la puerta hacia las matemáticas de conjuntos neurales. La metáfora del holograma, no obstante, inspiró estudios sobre el modelado paralelo del funcionamiento cerebral» (páginas 407-408). Desde la misma perspectiva, Arbib (1979) afirma «... que la escuela de psicofísica de Cambridge (véase Campbell, 1974 para una revisión de su trabajo) tiene datos psicofísicos que muestran que la corteza visual tiene células que responden no tanto a los bordes sino a las barras de un determinado ancho o enrejado de una cierta frecuencia espacial. Las células de la corteza visual adaptadas a una frecuencia espacial, pueden verse como separándose en distintos canales, según su sintonía espacial. Esto puede apoyar la teoría de que el cerebro extrae de la imagen visual una transformada espacial de Fourier, y después la usa para almacenamiento holográfico o para reconocimiento posicional independiente. De todas maneras no hay evidencia de que el sistema neural tenga ni la fina discriminación de las frecuencias espaciales, ni la conservación de información de la fase espacial para que tales transformadas de Fourier se registren con suficiente exactitud para que sea de utilidad» (Pribram, 1971, páginas 134-135).

Este punto de vista también se refleja en la literatura popular sobre el tema. Por ejemplo, Crick (1994) dice lo siguiente: «esta analogía entre el cerebro y un holograma con frecuencia ha sido entusiásticamente admitida por aquéllos que saben bastante poco sobre esos temas. Realmente no es muy gratificante por dos razones: un detallado estudio matemático ha demostrado que las redes neurales y los hologramas son matemáticamente diferentes. Lo que es más, a pesar de que las redes neurales están compuestas de unidades que tienen algún parecido con neuronas reales, en el cerebro no hay ningún rastro del aparato o de los procesos necesarios para la producción de hologramas» (página 185).

El hecho de que puedan hacerse tales afirmaciones a pesar de tanta evidencia en apoyo de lo contrario (véase por ejemplo Devalois [1988] y Pribram [1991]), muestra que algo básico no coincide entre estas posturas y la de aquéllos que han proporcionado evidencias científicas en apo-

yo del punto de vista contrario. Creo que el fracaso en la aceptación de los principios holográficos en la neurofisiología se debe a confusiones sobre lo que se sostiene como medio del procesamiento Cerebral: grupos de neuronas o campos (receptivos) de arborizaciones sinaptodendríticas. La diferenciación es ligera y concierne al nivel o escala en el cual supuestamente se da el procesamiento. En efecto, los grupos de neuronas que operan como sistemas que se comunican a través de los axones (en la actualidad se les llama «módulos»), tienen un papel importante. Por ejemplo, en la recuperación de información, tal como indicaban alteraciones clínicas localizadas. Sin embargo, dentro de los módulos el procesamiento se basa en arquitecturas distribuidas tales como[1] aquellas usadas en simulaciones de redes neurales. A este nivel de procesamiento, los conjuntos no están formados por neuronas, sino por *patches* de campos sinaptodendríticos.

3.3. Propiedades del campo receptivo

Lo que hace falta es un método que permita «mapear» la actividad de los campos receptivos sinaptodendríticos de tal modo que la comunidad científica se convenza de que, a nivel sinaptodendrítico, actúa algo similar a un proceso holográfico. Kuffler (1953) dio un gran paso al respecto al demostrar la posibilidad de «mapear» *patches* del campo dendrítico de una célula ganglionar retinal mediante el registro de su axón en el nervio óptico. La técnica de Kuffler es sencilla y permite crear mapas de campos receptivos, utilizándose en la actualidad de modo rutinario en neurofisiología. Un mapa de la organización funcional del campo receptivo sinaptodendrítico de un axón, puede obtenerse mediante la estimulación de un receptor o una serie de receptores en distintas dimensiones y el registro axonal de la densidad de respuestas de unidades registrada por los axones (véase, por ejemplo, las revisiones de Bekesy, 1967, y Connor y Johnson, 1992, para la somestesia; y las de Enroth-Kugel y Robson, 1966, y Rodiek y Stone, 1965, para la visión).

Experimentos de Barlow (1986) y Gilbert y Wiesel (1990) también han demostrado que la estimulación sensorial más allá del alcance de un campo receptivo de una neurona determinada puede, bajo ciertas condiciones, variar la respuesta del axón de la neurona. Los *patches* sinaptodendríticos por tanto están sujetos a cambios producidos en un campo más extenso de potenciales, que tienen lugar en campos sinaptodendríticos cercanos.

Lo que muy raramente se reconoce es que la técnica de Kuffler sirve para localizar relaciones entre potenciales de campo locales, que tienen

lugar en esos extensos campos de arborizaciones dendríticas. El axón o axones en los cuales se están haciendo los registros, se limitan a registrar la actividad en un *patch* limitado dentro de este extenso campo. Últimamente, Varella (1993) ha insistido en esta relación, demostrando la correlación entre la explosión de actividad registrada por un axón y los potenciales de campo locales generados en el campo receptivo sinaptodendrítico de ese axón.

3.4. La holonomía como holografía de *patch*

A lo largo de las últimas décadas se han realizado importantes adelantos cerebrales en la comprensión del procesamiento de tipo holográfico. Una serie de investigadores han demostrado que la mejor descripción matemática de los procesos es más bien holómica, en vez de globalmente holográfica; por ejemplo, la analogía con un holograma de *patch* sirve mejor que la de un holograma sin dividir e ilimitado. En un holograma de *patch* la superficie holográfica está compuesta de *patches* o regiones de hologramas especialmente ordenados unos respecto a otros. Cada *patch* está determinado y se describe por lo que Denis Gabor (1946), el inventor del holograma, mostró que era un *quantum* de información. El proceso cerebral puede, por lo tanto, ser concebido como un proceso de información en el cual las unidades son *quanta* de información (Pribram y Carlton, 1986; Pribram, 1990, 1991).

El uso más llamativo de la técnica de Kuffler se refiere a la visión. Las neuronas corticales del sistema visual, al igual que lo están los otros sistemas sensoriales, están dispuestas para reflejar más o menos isomórficamente la disposición de las superficies receptoras a las que están conectadas. De ahí los *homunculi* que Wilder Penfield (1969) y otros han localizado en la superficie cortical de los sistemas extrínsecos de proyección. Sin embargo, dentro de esta disposición general, los campos receptivos de cada una de las neuronas están determinados por la arborización dendritica de la neurona que tiene contacto funcional con las partes más periféricas del sistema. Por tanto, el campo receptivo de una neurona será esa parte del ambiente que es procesada por las partes del sistema al cual la neurona está conectada. Cada campo receptivo es sensible a aproximadamente un octavo (varía de 1/2 a 1-1/2 octavos) de frecuencia espacial. Éste es el microproceso de selección de frecuencias que funciona de un modo holográfico.

El procesamiento pues puede concebirse como la producción musical por medio de un piano. La superficie sensorial será análoga a un teclado. Las cuerdas y el teclado están relacionadas espacialmente para permitir la

organización del proceso. Cuando se activan las cuerdas una a una, resuenan en un ancho de frecuencia limitado. La producción de música se hace posible gracias a la combinación de la disposición espacial y a la resonancia específica de frecuencia de las cuerdas en su conjunto.

Recientemente también se han desarrollado programas de «redes neuronales», igualmente basados en la holografía, que tratan de simular las propiedades del procesamiento neural (Pribram, 1971a; Willshaw, 1981; Hinton, 1981). Estos programas implementan procesamientos distribuidos en paralelo (PDP) en los ordenadores actuales (Rumelhart y McClelland 1986; Pribram, 1992). Los programas informáticos y los hologramas ópticos proporcionan metáforas, analogías y modelos de mecanismos que, cuando son comparados con las funciones reales del cerebro de los primates, ayudan en gran medida a explicar cómo las capacidades humanas conscientes pueden diferenciarse de los procesos inconscientes del cerebro humano.

6

Estados de conciencia: los microprocesos sinaptodendríticos

1. INTRODUCCIÓN

Normalmente el médico y el cirujano distinguen diferentes estados de conciencia: cuando alguien responde a un empujón diciendo: «¡Déjame en paz! ¡No te das cuenta que estoy intentando dormir un poco!», decimos que está en un estado consciente. Cuando su respuesta es un revolverse incoherente, decimos que está en letargo; y si no hay ningún tipo de respuesta lo declaramos comatoso.

Lo interesante de tales estados es su exclusividad mutua respecto a la experiencia: lo que se experimenta en un estado no es posible experimentarlo en otro. Tal exclusividad del estado aparece en toda clase de observaciones: aprendizaje dependiente del estado en experimentación animal y humana; en el hecho de que el salmón ignore la comida durante su desove mientras que, por el contrario, cuando están en su fase alimenticia son los estímulos sexuales los ignorados; en la observación de que una persona, después de haber sido hipnotizada, puede ser inconsciente de lo que ha hecho durante su fase hipnótica (a pesar de que llevaba a cabo las acciones sugestionadas) y la disociación entre las experiencias y el comportamiento que ocurre durante los «automatismos» en epilépticos del lóbulo temporal y su estado ordinario normal.

Las pruebas obtenidas en estas situaciones sugieren que el mismo substrato neural básico –más bien neuroquímico– se organiza de formas variadas para crear uno u otro estado. Hilgard (1977) ha conceptualizado estas formas de organización variada como Una reorganización más o menos

«vertical» del substrato. Uno puede imaginarse tales organizaciones como parecido a aquellas que aparecen en el caleidoscopio: una mínima rotación produce una configuración completamente diferente (Pribram y Gilí 1976, capítulo 5). De modo similar, pequeños cambios en las concentraciones de sustancias químicas y/o en la organización de microprocesos sinaptodendríticos en situaciones neurales específicas, podrían producir estados completamente distintos.

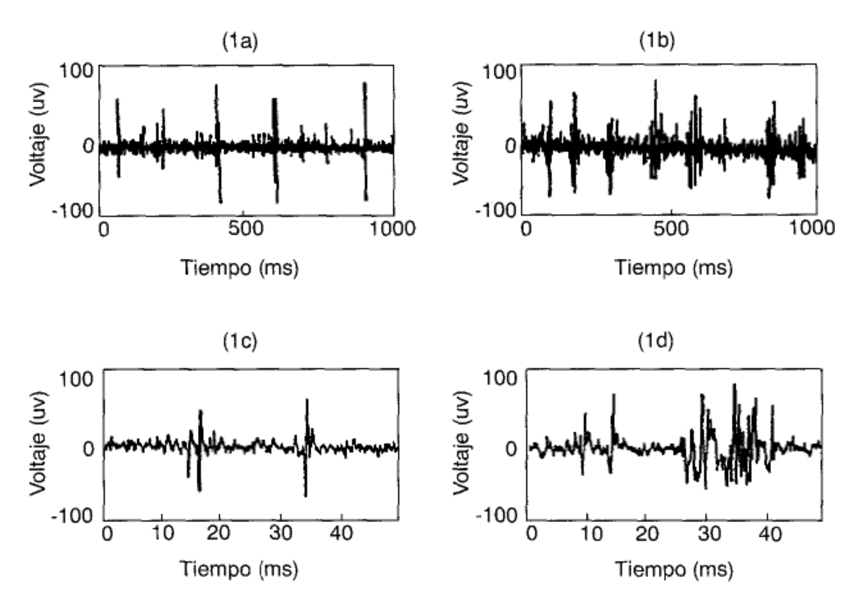
2. EL MICROPROCESAMIENTO CORTICAL

Para demostrar la reorganización de las áreas del procesamiento sinaptodendrítico, y para describirlo de un modo realista y novedoso, llevamos a cabo una serie de experimentos en el sistema somatosensorial de la rata.

La relación entre la estimulación de los bigotes de las ratas y las vías neurales centrales se ha estudiado ampliamente (véase Gustafson y Felbain-Keramidas,1977). Los bigotes eran estimulados mediante una serie de cilindros rotantes, cada uno estriado a una misma distancia y con ángulos iguales para el ancho y las estrías adyacentes. Se utilizaban tres cilindros cuyos espacios medían 30,15 y 7,5 grados respectivamente. Los cilindros, que tenían que imitar el movimiento a lo largo de los receptores retínales en la visión, rotaban a ocho velocidades diferentes, que variaban desde 22,5 grados por segundo a 360 grados por segundo. En la mayoría de los experimentos toda una serie de bigotes se sometía al contacto con los cilindros rotantes con el fin de comparar los resultados de los experimentos somatosensoriales con aquéllos realizados en el sistema visual.

Los trenes de espigas axonales registradas por electrodos individuales pueden atribuirse a tres procesos separables: *a)* al *input* sensorial *per se; b)* al funcionamiento de los potenciales del campo sinaptodendrítico; y c) al *output* de terminaciones axónicas (Pribram, 1981; Berger y Pribram, 1992).

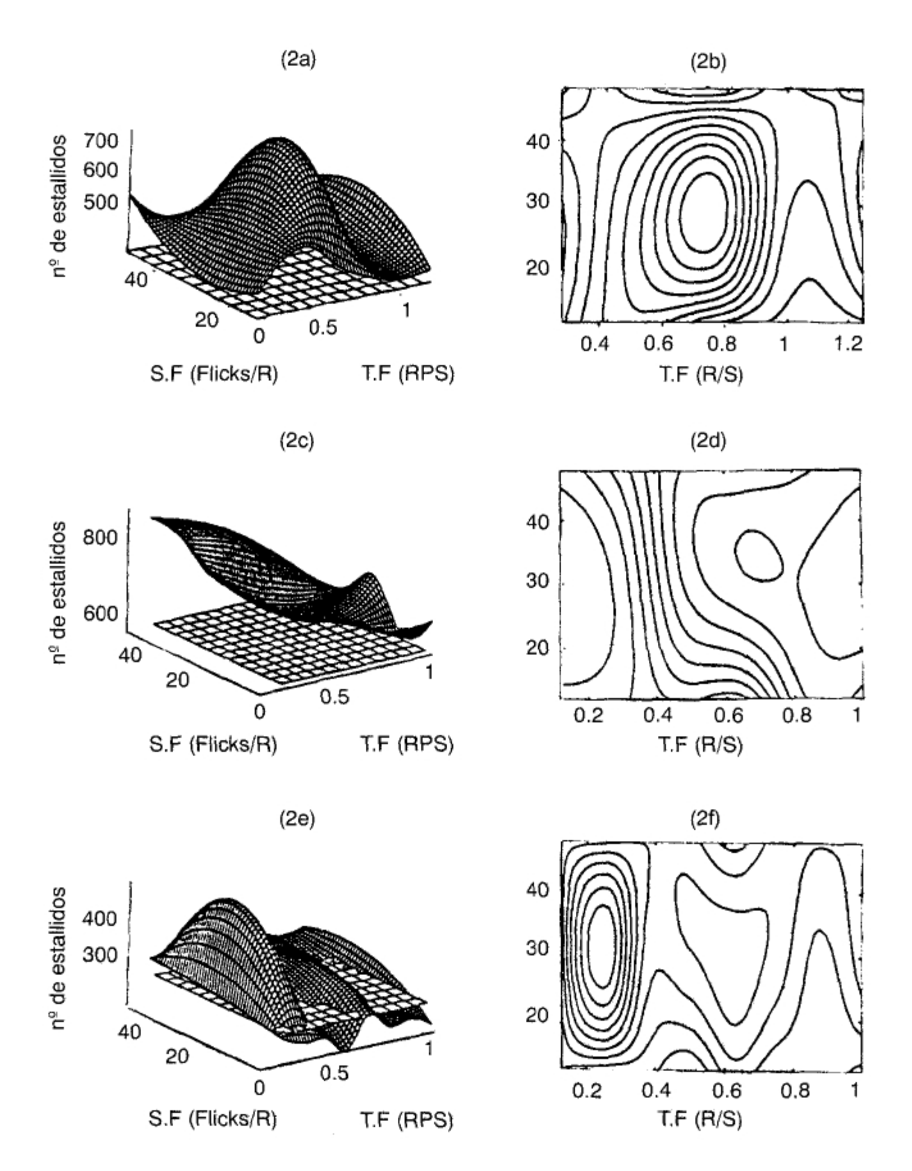
En nuestros experimentos, las influencias sensoriales son generadas por la frecuencia *(spectrum)* de los estímulos, modulada por la separación entre las estrías en los cilindros y por la velocidad con la que son rotados los cilindros. Los resultados, por lo tanto, indican el número de explosiones o espigas generadas en cada situación espectral como determinados por los parámetros espaciales y temporales del *input* sensorial (véase Fig. la-d y 2a-f). La actividad por encima o por debajo de la línea de base, resultado de la estimulación de los bigotes, muestra la cantidad total de explosiones o espigas por cada 100 segundos de estimulación. Las frecuencias espaciales se gradúan en términos de estrías por revolución,



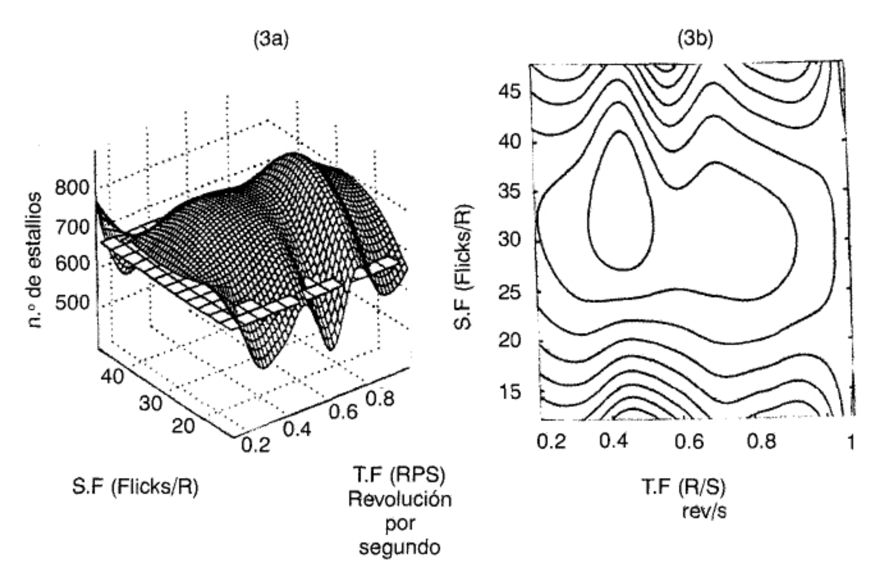
Figuras 1 a-d. La figura la representa un segundo de una grabación típica sin estimulación del bigote (línea base). La figura 1b presenta datos de el mismo lugar durante un segundo de estimulación del bigote (frecuencia espacial = 24 estrías/revolución, frecuencia temporal = 0,125 revolución/segundo). Las figuras le y Id muestran unidades individuales durante 50 ms de la línea base (le) y la superposición de unidades durante la estimulación del bigote.

mientras que las frecuencias temporales están graduadas en términos de revolución por segundo. Por tanto la densidad de estimulación de bigotes estará en función de las separaciones de las estrías y de la velocidad con la que rota el cilindro. Esta densidad *per se* es lo que compone el campo espectral.

Los bigotes individuales fueron aislados y estimulados en 27 experimentos, identificándose de acuerdo con la nomenclatura descrita por Simons (1978). Los potenciales del campo receptivo derivados de tales estimulaciones eran irregulares y sintonizaban pobremente a las frecuencias espaciales o temporales. Las funcionalmente intrínsecas que dominan la configuración de los potenciales del campo sinaptodendritico están limitadas por parámetros tales como la extensión anatómica de cada campo receptivo y las relaciones funcionales inhibitorias y excitatorias entre tales campos. Nuestros análisis intentaban determinar por tanto las explosiones de actividades conjuntas y las de unidades individuales que componen las explosiones.



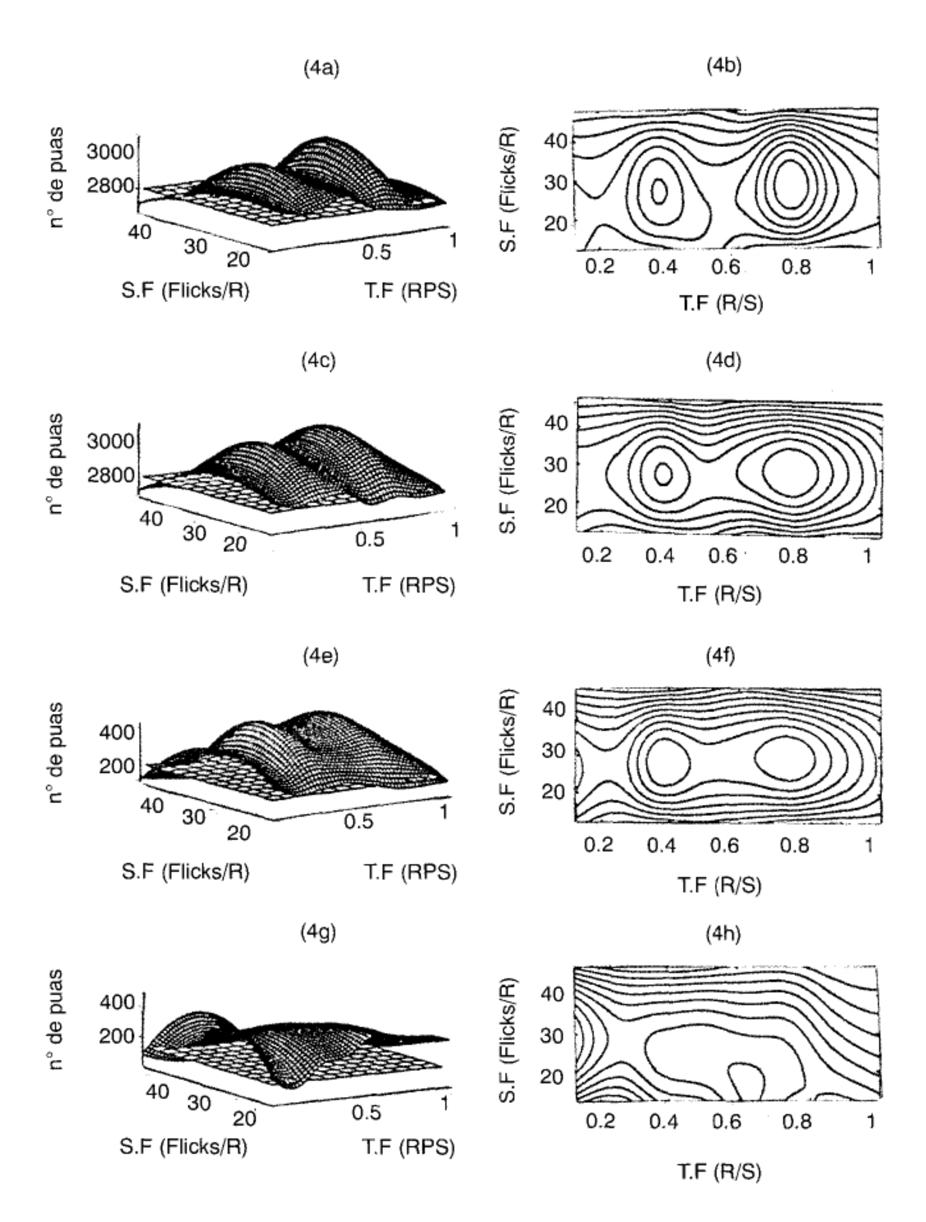
Figuras 2 a-f. Ejemplos de superficie de respuesta del campo receptivo y su plano acotado asociado que derivan de un procedimiento de interpolación (engranaje) de estimulación del bigote grabado. El plano acotado fue extraído de las superficies de respuesta dibujando los contornos en términos de misma cantidad de estallidos por intervalo de grabación (100 s). Cada figura muestra la actividad en la línea base (sin estimulación del bigote) en determinado lugar del electrodo, en términos de estallidos por 100 segundos.



Figuras 3 a-b. Visión lateral (3a) de una superficie de respuesta de estallido derivada empíricamente y su plano acotado asociado.

La figura 3 muestra lo producido por aquellas unidades individuales que componen una explosión. Las figuras 4a-d ilustran las de las cuatro unidades individuales que componen la explosión. Estas unidades fueron identificadas usando una plantilla creada por un procedimiento de selección de espigas que discriminaba la forma del potencial de acción (la espiga), basado en la amplitud de la espiga y en la curva de recuperación. Las cuatro unidades individuales muestran un cambio gradual en la forma que corresponde a ligeros cambios en la localización dentro del conjunto de la explosión. Las figuras 4a y b muestran dos picos que progresivamente se convierten en un único pico ancho en las figuras 4c y d. Esta demostración de la continuidad entre dos niveles de análisis (explosiones de conjunto y unidades individuales), apoya fuertemente la teoría propuesta por Pribrarn (1991) según la cual, extensas redes de compás sinaptodendríticas servirían como medio de procesamiento y, por tanto, las neuronas individuales serían muestra de áreas solapadas de la red sinaptodendrítica.

La semejanza entre estos registros obtenidos en la corteza somatosensora y los característicos del campo receptivo encontrados en la corteza visual primaria (DeValois, 1988; Pollen y Taylor, 1974; Pribram y Carlton, 1986; Daugman, 1990), sugiere que este medio de procesamien-



Figuras 4 a-h. Estas figuras ilustran las superficies de respuesta y sus planos acotados asociados de las cuatro unidades individuales que componen los estallidos utilizados para construir la superficie de respuesta en la figura 3.

to se da ubicuamente en toda la red sinaptodendrítica cortical. Según nuestros datos, estarían formados por dos dimensiones ortogonales: una dimensión reflejaría la frecuencia espacial de los estímulos, y la otra su frecuencia temporal. Dado que variables espaciales y temporales limitan la respuesta de densidad espectral, nuestros resultados se describen mejor mediante una representación de tipo Gabor, que por una simple representación de Fourier. Por tanto, los resultados de nuestros experimentos pueden interpretarse en términos de un campo de información compuesto por funciones elementales de tipo Gabor, es decir, de sinusoides de doble dimensión troncados.

3. CONCIENCIA, EMOCIÓN Y MOTIVACIÓN

El microprocesamiento cortical se configura por los *inputs* procedentes de los sentidos, de las estructuras subcorticales y de los procesos corporales en general. Un tipo de estas energías *inputs* organiza estados emocionales y motivocionales; proviene de *inputs* sensoriales hedonistas y se dirige a la parte anterior del cerebro límbico. Su origen se puede analizar preguntándose: «¿qué procesos fundamentan la estimación (valoración) de una percepción?». La respuesta se obtiene considerando lo que parece ser uno de los hechos más extraordinarios: las sensibilidades al dolor y a la temperatura se agrupan en una única vía, en la médula espinal, tal como se evidencia cuando la vía espinotalámica medular se secciona quirúrgicamente para aliviar un dolor imposible de aliviar o sensaciones anormales que acompañan un miembro fantasma. Tanto la temperatura como la sensación de dolor se suprimen por debajo del nivel de sección. (Sobre el esfuerzo considerable realizado en el análisis de la fisiología de varias submodalidades de procesos sensoriales somáticos, véase Kenshalo, 1968.) Un efecto similar lo produce la enfermedad conocida como siringomielia, consistente en un aumento degenerativo del canal espinal que ocupa el centro de la médula; esta degeneración interrumpe las fibras del dolor y de la temperatura que cruzan por la línea media. La interrupción de fibras de la raíz dorsal de la médula (el canal para el *input* sensorial) a nivel de la línea media para ascender mediante la vía espinotalámica, produce una pérdida de la sensibilidad al dolor y a la temperatura.

¿Cuál podría ser el denominador común que une esta singular pareja de sensaciones: dolor y temperatura? Aunque aún no se conoce la respuesta a esta pregunta, una pista nos la ofrece el hecho de que en los animales endotérmicos, o de sangre caliente, es necesario mantener una temperatura constante para todo el proceso metabólico (Brobeck, 1963). Cuando

comienza a disminuir la temperatura basal se desencadenan una serie de conductas que previenen una mayor pérdida de temperatura: contracción muscular (actividad), alimentación, descanso, descenso del ritmo respiratorio, piloerección...; y, por el contrario, cuando sube la temperatura, el organismo jadea, los vasos sanguíneos cutáneos se dilatan, se suda, se bebe más, el organismo busca un lugar más fresco...

La dimensión que caracteriza a esta singular pareja, confort –disconfort, parece ser la respuesta a la pregunta ¿en qué proceso se funda la valoración?: la sensibilidad a la temperatura– dolor produce un *input* sensorial asociado deseable o no deseable.

Basado en estos hechos, Pribram (1960) formuló la hipótesis de que quizá la dimensión confort-disconfort podría ser responsable del hecho de que la resección de la amígdala afecte a una serie de conductas tales como: escapar, pelear, alimentarse y el comportamiento sexual. En el caso de las dos primeras –huida y lucha–, serían resultado de interferencias con el polo dolor-molestia de la mencionada dimensión confort-disconfort, mientras que los efectos sobre la alimentación y el sexo serían debidos a interferencias con el polo de la temperatura y confort.

Los efectos de la amigdalectomía sobre el polo dolor-molestia han sido comentados anteriormente. El hecho de que procesos sexuales tienen algo que ver con el confort es fácilmente aceptable, aunque su cómo sea algo más problemático. Su conexión con la sensibilidad a la temperatura parece depender del efecto que causa en el proceso metabólico de los animales endotérmicos. Además es bien conocida la unión entre atracción sexual y sentido del olfato así como, en una teoría atribuida a Faraday, entre el sentido del olfato y la temperatura: Faraday sugirió que la nariz formaba una cámara infrarroja de calor, y que el olor dependería de la radiación a través de una película estereoquímica monomolecular absorbida en la superficie del receptor olfativo (Pfaffman, 1951; véase también, Beck y Miles, 1947).

Para probar la hipótesis de que tanto la temperatura como el dolor son procesados por los sistemas telencefálicos, de los que la amígdala es una parte decisiva, se implantaron electrodos en la amígdala y en las vías que salen de ella. También fueron implantados electrodos en lugares de control, tales como la corteza parietal, donde terminan partes importantes de las vías sensoriales procedentes de la piel y de los músculos receptores. Se entrenó a los monos para que distinguieran la temperatura, usando una tarea visual como control. El resultado fue que la estimulación eléctrica de la amígdala y estructuras anexas, pero no la de la corteza parietal, producía un marcado trastorno en la discriminación de la temperatura, dejando intacto el rendimiento visual (Chin, Pribram, Drake y Greene, 1976).

La distinción entre el tipo de *input* sensorial que alcanza la convexidad posterior de la corteza cerebral, incluido el lóbulo parietal, y el que alcanza la amígdala y las formaciones límbicas corticales asociadas, puede entenderse mejor gracias a las observaciones previas sobre las funciones de un sistema de fibras finas en los nervios periféricos. Esos nervios llevan lo que en neurología se conoce como «dolor lento», dado que su tiempo de conducción es largo comparado con el que logran los efectos agudos de un pinchazo, tacto o presión.

A principios de siglo, Henry Head (1920) realizó una serie de experimentos lesionando un nervio periférico, y describiendo la experiencia sensorial cuando el nervio se regeneraba. Al principio todas las fibras del nervio que se regenera son del mismo tamaño, pero según pasa el tiempo, algunas fibras se agrandan y otras se reducen en tamaño. Para cada nervio sensorial (y motor) se desarrolla un espectro de fibras de tamaño específico dependiente de la zona inervada (Quilliam, 1956; Thomas, 1956). Como todas las fibras tienen igual tamaño, la estimulación de la zona inervada produce una sensación difusa y poco placentera, difícil de localizar y de describir con precisión. La sensibilidad normal se recupera con la vuelta de la fibra a su tamaño normal. Head (1920) denominó «protopática» a esta sensación anormal no localizable, porque era primitiva y patológica, y «epicrítica» a la sensación normal, porque mostraba lo que los neurólogos denominaban «señal local»: una experiencia localizada críticamente en el espacio y en el tiempo.

Estos aspectos epicríticos del proceso sensorial somático están localizados en la porción parietal de la convexidad posterior de la corteza cerebral. Hasta recientemente no se sabía dónde terminaban las vías de esta sensación somática que no muestra señal local. Estudios anatómicos han descubierto vías multisinápticas que envían la sensación dolorosa a la amígdala y a estructuras corticales límbicas anexas (por ejemplo, Morin, Schwartz y O'Leary, 1951).

Este hecho, junto a los experimentos sobre discriminación de la temperatura descritos anteriormente, sugiere que aquellos aspectos de sensación que no exhiben «señal local», estarían relacionados con la amígdala y la corteza límbica anexa. La estimulación eléctrica y la resección de la amígdala interferirían la discriminación de estas dimensiones de dolor y temperatura. Al no haber sensibilidad patológica, prefiero describir estos aspectos no-epicríticos de sensación somática que caracterizan la dimensión «alivio-no alivio», con el término «protocrítico» en vez de «protopático». Sin embargo, se me ha hecho notar que *pathos* podría también significar «emocional» como en «empático», o «simpático».

En los seres humanos, la dimensión protocrítica de experiencia se mide

mediante técnicas de tolerancia como las descritas por McGuinness (1972; McGuinness y Cox, 1977): se pide al sujeto que acentúe la intensidad de un estímulo sensorial, como una luz o un ruido, hasta alcanzar el límite de tolerancia. El umbral, que se determina preguntándole al sujeto cuándo empieza a percibir el estímulo sensorial, variará independientemente del nivel de tolerancia.

Resumiendo, los sistemas cerebrales involucrados en la sensibilidad somática pueden dividirse en dos: *a)* un sistema epicrítico, basado en el tacto y la presión, que transmite una «señal local»; es decir que la sensación puede ser localizada críticamente en el tiempo y el espacio, y *b)* un sistema protocrítico, basado en la sensibilidad al dolor y a la temperatura, que procesa una dimensión, hedónica, no localizable, de la experiencia.

En la médula espinal, las vías para las experiencias protocríticas de temperatura y dolor parecen ser inseparables. En el tronco del encéfalo y en el tálamo, los sitios en los que puede provocarse dolor también están de alguna manera mezclados con los involucrados en la producción de refuerzo, como lo muestra la presión repetida de una palanca para recibir o para detener la estimulación eléctrica del cerebro (Olds y Milner, 1954; Olds, 1955). Además, la estimulación de baja frecuencia (10-20 herzios) en estos lugares produce analgesia (Liebeskind y otros, 1973, 1974); y cuando estas estimulaciones se realizan en seres humanos la analgesia se acompaña por una sensación de frío (Richardson y Akil, 1974).

La terminación telencefálica de las vías protocríticas es la amígdala y la corteza límbica anexa, mientras que la del sistema epicrítico es la parte parietal de la convexidad posterior de la corteza cerebral.

Ambos sistemas cerebrales, uno epicrítico y otro protocrítico, operan en el proceso de percepción: los sistemas epicríticos de la convexidad cerebral sirven para la comprensión mediante la definición de limites de categorías, de alternativas categóricas que aumentan el periodo de procesamiento; los sistemas límbicos protocríticos restringen el procesamiento dentro de los límites de las categorías según el valor que es relevante al organismo.

Además de esos *inputs* sensoriales, los sistemas endocrino y vegetativo también influyen en el proceso sinaptodendrítico, configurando estados de conciencia emocional y motivacional.

Comenzando con Walter Cannon (1927) y su crítica experimental a William James, siguiendo por la crítica de Lashley a Cannon (1960) y por las sugerencias anatómicas de Papez (1937) y las versiones más recientes de MacLean (1949), los neurocientíficos están profundamente interesados en los sistemas que organizan y configuran los microprocesos corticales

que están coordinados con los estados de experiencia emocional y motivacional y su expresión.

Dos descubrimientos importantes han permitido colocar las teorías anteriores, más bien especulativas, dentro de una perspectiva más adecuada. Uno ha sido el del papel que juega la formación reticular del tronco del encéfalo (Magoun, 1950) y sus sistemas químicos de aminas cerebrales que regulan los estados de alerta y carácter (véase por ejemplo, Barchas, Ciaranello, Stolk, y Hamburg, 1972, y Pribram y McGuinness, 1992). Lindsley (1951) propuso un mecanismo de activación de estados emocionales y de motivación, y más recientemente ha detallado las vías por las cuales esta activación puede controlar los procesos cerebrales (Lindsley y Wilson, 1976). El otro descubrimiento (Olds y Milner, 1954) es el sistema de vías cerebrales que, cuando son excitadas eléctricamente, desencadenan el refuerzo (es decir, el aumento de la probabilidad de recurrencia de la conducta producida por la estimulación eléctrica del cerebro) o su disuasión (es decir, la disminución de la probabilidad de que tal conducta vuelva a repetirse).

Para organizar estos descubrimientos y otros datos que relacionan los estados del cerebro con la emoción, es necesario distinguir claramente entre aquellos datos que se refieren a la experiencia (sentimientos) y aquéllos que se refieren a la expresión (acción), además de distinguir entre emoción y motivación (Pribram, 1971a), como ya señaló Darwin (1872). Durante la época en que predominaba el conductismo radical, la relación entre sistemas cerebrales y sentimientos fue ignorada en gran medida en la investigación psicológica experimental. De ahí que no se investigara la relación entre sentimientos emocionales y motivacionales (Pribram,1970). Stumpf, discípulo de Brentano, hizo notar (véase Resenzein y Schoenplug, 1992) que las emociones, en cuanto distintas de las motivaciones, no eran intencionales y llevaban, por lo tanto, a lo que yo he denominado "conciencia intuitiva"; por el contrarío, las motivaciones se experimentaban como intenciones previas y como intenciones en acción (Searle, 1983).

La gran riqueza de datos aportados últimamente permite reexaminar fructíferamente la postura de William James respecto a la teoría visceral de las emociones (Pribram, 1981). A James suele malinterpretársele, como defensor de una teoría periférica de la emoción y de la mente. A lo largo de sus escritos insiste en el efecto que los estímulos periféricos (incluyendo aquellos de origen visceral) ejercen sobre los procesos cerebrales, pero en ningún lugar identifica las emociones con los estados corporales. Las emociones son siempre el resultante de cómo tales procesos afectan los procesos cerebrales. Lo que James no llegó a considerar es el papel de las expectativas en la reorganización de las emociones. Es el

papel de representación de un «modelo neuronal» de experiencias anteriores (Sokolov, 1963), relacionado con las funciones del hipocampo y de los ganglios básales, incluyendo la amígdala (Pribram, 1977), lo que permite considerar la dimensión «familiaridad-novedad».

Sin embargo, James fue explícito al hablar de la naturaleza del *input* de las vísceras hacia el cerebro. Señaló dos posibilidades: las emociones podrían ser procesadas por los mismos sistemas que las percepciones, o bien por sistemas cerebrales separados. Hoy sabemos que tienen lugar ambas posibilidades: partes del encéfalo frontolímbico (especialmente la amígdala y sistemas anexos) procesan los *inputs* corporales vegetativos, y los resultados de tales procesamientos se distribuyen a través de los sistemas del tronco del encéfalo que, a su vez, influye de forma difusa sobre los sistemas perceptivos (Pribram, 1961, 1991).

Además, James también definió con claridad la diferencia entre las emociones y las motivaciones (a las que él llamaba «instintos»: los procesos emocionales tendrían lugar principalmente en el interior del organismo, mientras que las motivaciones llegarían aún más allá, al ambiente que rodea el organismo. James tal vez puso demasiado énfasis en la determinación visceral de la experiencia emocional, pero ocasionalmente incluyó factores actitudinales (como hizo Papez más adelante, 1936) que dependen del *feedback* sensorial de la musculatura somática.

7

Los contenidos de la conciencia: visión de conjunto

1. CONCIENCIA OBJETIVA

1.1. La convexidad cerebral posterior

Las terminaciones de los sistemas de proyección motora y sensorial rodean las principales cisuras cerebrales de los primates. Rose y Woolsey (1949) y Pribram (1960) han calificado estos sistemas como «extrínsecos» dada su cercana relación (mediante unas pocas sinapsis) con estructuras periféricas (véase también Ramírez, 1983). La superficie sensorial y la disposición muscular se distribuyen más o menos isomórficamente por la superficie cortical pericisural, en forma de líneas discretas, paralelas, que conectan con los tractos de fibras. Cuando existe una lesión local dentro de estos sistemas aparece un escotoma sensorial o escotoma de acción. Un escotoma es un «agujero» espacialmente circunscrito en el campo de interacción entre el organismo y el ambiente: un punto ciego, un defecto de audición limitado a un intervalo de frecuencia, una zona de la piel donde los estímulos táctiles no obtienen respuesta.

Estos sistemas extrínsecos de proyección senso-motora están tan organizados que el movimiento permite que el organismo proyecte los resultados del procesamiento hacia el mundo exterior del organismo, lejos de las superficies sensoriales (y musculares) donde tienen lugar las interacciones. Por lo tanto, procesar dentro de estos sistemas extrínsecos constituye una realidad objetiva para el organismo. En ellos tiene lugar lo que Henry Head (1920) denominaba procesamiento epicrítico.

Entre las regiones peri-cisuales extrínsecas se encuentran otras zonas corticales, que han recibido nombres muy variados: corteza de asociación (Fleschig, 1900), corteza no comprometida (Penfield, 1969) o corteza intrínseca (Pribram, 1960; véase también Ramírez, 1983). Estos nombres reflejan el hecho de que no hay ninguna conexión directa aparente entre las estructuras periféricas y estas zonas de la corteza que constituyen la mayor parte de la convexidad del cerebro.

1.2. La distinción entre personal y extrapersonal: Los ganglios basales y el hemisferio derecho

Las lesiones de la corteza intrínseca de la convexidad cerebral posterior, producen agnosias sensoriales específicas tanto en el mono como en el hombre. Investigaciones en monos han demostrado que estas agnosias no se deben a la incapacidad de distinguir unas señales de otras, sino al hacer uso de estas distinciones para elegir entre alternativas (Pribram y Mishkin, 1955; Pribram, 1969). Esta capacidad es la esencia del procesamiento de información, en el sentido de reducción de incertidumbre (Shannon y Weaver, 1949). La corteza intrínseca posterior determina la gama de alternativas, el tamaño de la muestra al que un elemento informativo particular debe dirigirse. Un paciente con agnosia puede decir que hay diferencia entre dos objetos, pero no sabe qué significa dicha diferencia. Como indicó Charles Peirce (1934), lo que queremos decir con algo y lo que queremos hacer con ello son sinónimos. En resumen, las alternativas, el tamaño de la muestra, la elección, la cognición, la información en el sentido de Shannon (Shannon y Weaver, 1949), y el significado son términos íntimamente relacionados. Finalmente, cuando la «agnosia» es severa, suele acompañarse por lo que se ha dado en llamar «negligencia» *(neglect)*. El paciente no sólo no parece darse cuenta de que no sabe, sino que también niega dicha agnosia. Un caso típico era una de mis pacientes: de repente tenía dificultad para sentarse en la cama; aunque le señalaba que un brazo se le había enredado entre las sábanas, ella sólo lo reconocía momentáneamente; luego lo «perdería» una vez más en un «ambiente enredado». Parte de la percepción de su cuerpo, su conciencia personal, parecía haberse extinguido.

Estos resultados pueden conceptualizarse en términos de conciencia objetiva personal y extrapersonal. Durante un tiempo se pensó que el espacio corporal personal dependía de la integridad de la corteza intrínseca frontal, mientras que la convexidad cortical posterior era crítica para la construcción de la realidad extrapersonal (véase por ejemplo Pohl, 1973). Este planteamiento dejaba que desear, tal como se ha demostrado en el

laboratorio de Mountcastle con monos (Mountcastle, Lynch, Georgopoulos, Sakata, y Acuna, 1975), y en el mío con monos (Brody y Pribram, 1978) y con pacientes (Hersh, 1980; Ruff, Hersh y Pribram, 1981). Estudios de Mountcastle y su grupo en monos demostraron que las células de la convexidad cortical intrínseca respondían sólo cuando un objeto, además de estar dentro de su campo visual, también estaba a su alcance. En los seres humanos, la distinción entre personal y extrapersonal implicaba la corteza parietal, más frecuentemente la corteza parietal derecha y las estructuras cercanas. En pocas palabras, estudios nuestros y de otros colegas aún no han permitido separar claramente los lugares cerebrales cuya lesión produce agnosia, de aquéllos otros que producen «negligencia» *(neglect)*. Más aún, otros estudios llevados a cabo tanto en monos como en humanos (McCarthy y Warrington, 1990, capítulo 2) indican que la agnosia está relacionada con el significado definido por el uso corporal.

En monos, las alteraciones producidas por lesiones restringidas de la corteza intrínseca convexa también son producidas por lesiones de las partes de los ganglios básales a las que dichas partes corticales se proyectan. Este hallazgo tiene especial significado en cuanto que las lesiones del tálamo (que controla el relevo del *input* sensorial hacia la corteza) no producen tales efectos. Lo que es más, recientes experimentos en monos han demostrado que lesiones del sistema nigrostriado, dopaminérgico, pueden producir el síndrome de negligencia (Wright, 1980). Esta especial conexión entre corteza intríseca (recordar que también se llama de asociación), y los ganglios básales sugiere con aún más fuerza la idea de que estos sistemas, basándose en el uso, hacen posible la distinción entre un ser personal objetivo y una realidad extrapersonal (véase una exposición detallada de cómo funciona este proceso en: Pribram, 1991, capítulo 6). Una excelente revisión histórica sobre cómo diferenciar el «yo» histórico del «mi» objetivo puede encontrarse en Hermans y Van Loon (1992). Los próximos apartados desarrollan la relación entre el procesamiento del cerebro y el «yo».

2. CONCIENCIA EPISÓDICA: EL CEREBRO ANTERIOR LÍMBICO

2.1. El instinto como una propensión compartida por las especies

La marcada mansedumbre producida en monos por la resección del entero lóbulo temporal, también se logra con la mera resección de la amígdala

y el polo adyacente del lóbulo temporal (Sanger-Brown y Schäefer, 1988; Klüver y Buey, 1939). ¿Qué puede significar esta alteración conductal?

Primero se observó que, además de desaparecer la agresividad en los monos, éstos también se llevaban todo a la boca, fuera o no comestible, engordaban y aumentaba su conducta sexual, es decir todos los efectos que también producía la lobectomía temporal total.

Históricamente, estas conductas aparentemente disparatadas fueron clasificadas como «instinto», un término aún usado en la literatura psicoanalítica para describir los procesos subyacentes a dichas conductas. Más recientemente el concepto de «instinto» cayó una desgracia (véase, por ejemplo Beach,1955). Los etólogos lo sustituyeron por la categoría de conductas «específicas de cada especie»; ambas tienen un componente genético común. Pero esta sustitución pierde mucho de su significado de la antigua terminología: el lenguaje humano es específico de nuestra especie, pero no instintivo en su primer sentido. De ahí que prefiera mantener el concepto de «instinto» como descriptivo de conductas tales como agresión, huida, comida y sexo, que tienen en común el hecho de que prácticamente todas las especies compartan sus patrones. El estudio de los gansos y de otras aves en las descripciones proporcionadas por etólogos (véase por ejemplo, Lorenz, 1969) nos resulta tan interesante porque en ellos reconocemos nuestros mismos patrones de conducta. Por tanto los patrones de conducta compartidos por especies son los que resultan de mayor interés a la hora de analizar los efectos de amigdalectomía.

2.2. Los límites de un episodio

Estas conductas, aparentemente tan diferentes entre sí, parecen estar influidas por un proceso común. Vale la pena resumir los puntos de interés de su análisis porque la identificación de un proceso común a conductas aparentemente diferentes es un problema que se presenta de modo recurrente en la neurociencia de la conducta. De ahí el interés de hacer una serie de determinaciones cualitativas y cuantitativas en cada una de estas conductas.

En una jerarquía social, la lucha y la huida disminuían ante antagonistas suficientemente habilidosos (Rosvold, Mirsky y Pribram, 1954). Igual ocurría en el estudio de Sanger-Brown y Schaefer (1988), cuando un mono es devuelto a la colonia social después de su amigdalectomía, «voluntariamente se acerca a todas las personas y monos sin distinción». También, una vez que ha interactuado con el otro mono, y quizás incluso después de haber sido pegado, «seguirá el mismo proceso, como si se hubiese olvidado completamente de su anterior experiencia».

Este cambio en un proceso que normalmente hubiera resultado disuasorio, fue demostrado clarísimamente mostrando a los monos una cerilla encendida. Invariablemente agarraban la cerilla, se la metían en la boca apagándola, y volvían a repetir la acción cuando la cerilla se encendía de nuevo. Esta conducta podría repetirse centenares de veces, hasta que el mono o el experimentador se cansasen (Fulton, Pribram, Stevenson y Wall, 1949).

La hiperfagia que sigue a la amigdalectomía también es debida a un fallo en el poner límites a acciones. Por ejemplo, Sanger-Brown y Schaefer (1988) observaron que, tras esas resecciones, los monos cogían objetos indiscriminadamente y se los tragaban. Pero cuando se registraba el orden de elección entre los objetos comestibles y los no comestibles, se observaba que dicha lesión no perturbaba el orden de preferencia; lo único que ocurría era que entonces los monos continuaban cogiendo objetos adicionales, además de los que habían elegido al principio (Wilson, 1959). En realidad, aunque los animales amigdalectonizados pueden ser un poco lentos para empezar a comer, una vez que han empezado contiñúan comiendo hasta mucho después que los animales control (Fulle, Rosvold y Pribram, 1957).

Estos desórdenes en la alimentación tras amigdalectomía se deben a las conexiones con el mecanismo de la saciedad, centrado en la región ventromedial del hipotálamo. Se ha demostrado, por ejemplo, una relación precisa entre la cantidad de carbacol inyectado en la amígdala y la cantidad de ingesta, una vez iniciados estos comportamientos (Russel, Singer, Flanagan, Stone y Russell, 1968): su inyección en la región hipotalámica ventromedial hace que cese la alimentación.

La modulación de un proceso de *stop* como el que acabamos de comentar también es responsable de cambios en conducta agresiva. El descenso en la jerarquía social tras una amigdalectomía está relacionado con la cantidad de interacción agresiva entre los animales dominantes y subordinados del grupo. Tras dicha operación aumentan estas interacciones, ocasionando una reorganización de la jerarquía social. Es como si cada interacción fuera algo novedoso para los monos que habían sido amigdalectomizados. Experiencias anteriores, que modulaban el comportamiento de los sujetos control, parecían tener poca influencia tras la amigdalectomía.

Los análisis de los efectos de la amigdalectomía y de las estimulaciones eléctricas de la amígdala sobre la conducta de evitación (escape o huida), muestran una conclusión semejante: ni es afectada la conducta de escape, ni disminuye la sensibilidad al shock (Bagshaw y Pribram, 1968). Tampoco hay un cambio en el gradiente de generalización a la estimula-

ción aversiva (Hearst y Pribram, 1964a, 1964b). Lo que parece afectarse principalmente es la memoria de la evitación, la expectativa basada en la familiaridad con la situación en la que tendrá lugar la estimulación aversiva. Estas expectativas normalmente se describen como sentimientos de miedo que condicionan la conducta.

El tema se repite cuando se analizan los efectos de la amigdalectomía sobre el comportamiento sexual. La hipersexualidad producida se debe al aumento del territorio y de situaciones en las que se manifiesta esta conducta: por ejemplo, normalmente los gatos sienten que un territorio no familiar no es apropiado para tal conducta (véase revisión en Pribram, 1960). El comportamiento sexual se limita a situaciones familiares y las situaciones se vuelven familiares como consecuencia de encuentros sexuales gratificantes.

Otra serie de experimentos muestra igualmente la importancia de la amígdala en la determinación de los límites espaciales y temporales de una serie de experiencias y de una rutina de comportamiento, en una palabra, de un episodio. Kesner y DiMattia (1987) presentaron una serie de señales a animales para que se familiarizaran con ellas; y luego las emparejaron –las iniciales, las intermedias y las finales– con unas señales nuevas. Cuando se ponen tareas semejantes a personas, las señales iniciales y finales se recuerdan mejor que las intermedias, en lo que se denomina «efectos primeros y recientes». Pues bien, en los experimentos mencionados, los monos no operados manifestaban ambos efectos, mientras que los amigdalectomizados no demostraban ninguno de ambos. Si la serie se toma como si fuera un episodio, podría considerarse que la amigdalectomía ocasionaría dificultades en la demarcación de un episodio. Como se ha descrito recientemente, tras las resecciones de la corteza prefrontal el orden dentro de un episodio se vuelve deficiente.

2.3. Familiarización: El episodio como contexto

La demostración de un episodio se lleva a cabo mediante una reacción de orientación. La novedad a la que se orienta depende del contexto familiar dentro del que un suceso se aprecia como novedad.

La familiarización es frágil. El proceso puede interrumpirse por daño a la cabeza, o por distracción. Algunos de los factores que gobiernan la capacidad de distracción como las interferencias pro y retroactivas, son muy conocidos. La amigdalectomía y las resecciones de los sistemas de la parte anterior del cerebro relacionados con la amígdala, también aumentan la susceptibilidad a la distracción (Douglas y Pribram 1969; Grueninger y Pribram, 1969). La resistencia a la distracción está propor-

cionada por un «acelerador» vegetativo que da valor a la experiencia y por tanto te lleva a un sentimiento de familiaridad. Éste es el proceso acelerador en el que está involucrada la amígdala (Pribram, Douglas y Pribram, 1969).

La familiaridad es un sentimiento consciente relacionado con una experiencia. En la clínica, los pacientes que sufren una lesión en la región amígdalina (y el adyacente cuerpo del hipocampo), describen experiencias conocidas como *jamáis vu* y *déjà vu:* un paciente entra en su salón y experimenta un sentimiento de «no haberlo visto nunca», de total no familiaridad, un *jamais vu.* Por el contrario, otro entrará en un sitio desconocido y sentirá que «ya lo ha visto», es decir, que el lugar le es completamente familiar, un *déjà vu.*

En el laboratorio, la familiaridad se relaciona con historias de refuerzo. Douglas y Pribram (1966) entrenaron a los monos para que seleccionaran entre dos señales: una era recompensada en el 70 por 100 de los intentos y la otra en el 30 por 100 de las veces. Más tarde, la señal que había sido más recompensada se emparejaba con una nueva. Mientras que los monos de control elegían la señal con la que previamente habían sido recompensados, los monos amígdalectomizados elegían la nueva pista. La familiarización producida por una experiencia previa de refuerzo, por tanto, apenas mostraba efecto en los monos a los que les faltaban la amígdala. Estos monos actuaban de un modo *jamáis vu.*

El proceso por el que la historia de episodios reforzados lleva a estados conscientes, emocionales y motivacionales puede describirse como sigue:

Las *consecuencias* son resultado de la conducta. En la tradición del análisis experimental del comportamiento, las consecuencias son reforzadoras o disuasorias con influencia sobre la recurrencia de la conducta de la cual son con-secuencias. Por tanto, «consecuencias» son una serie de acontecimientos, resultados, que guían la acción y, por lo tanto, conllevan un valor predictivo (apreciación de la confianza). En los humanos, estas con-secuencias, es decir, la secuencia de acontecimientos que forman su propio contexto confidencial, se convierten en eventualidades previstas (Pribram, 1964, 1971, 1991, capítulo 10 y apéndice G).

La *confianza* implica familiaridad. Experimentos en monos (Pribram, Reitz, McNeil y Spevack, 1979) y humanos (Luria, Pribram y Homskaya, 1964) han demostrado que la exposición repetida a un estímulo se habitúa, por ejemplo, la reacción de orientación da lugar a la familiarización. Ésta, cuando está intacta, está segmentada por reacciones de orientación en episodios dentro de los cuales pueden establecerse valores de confianza. Esta familiarización es alterada por lesiones límbicas (amígdala) y

frontales (Pribram, Reitz, McNeil y Spevack, 1979; Luria, Pribram y Homskaya, 1964), ocasionando distracción repetida y, por tanto, los resultados de las conductas y acontecimientos se vuelven inconsecuentes.

En este proceso episódico el desarrollo de la confianza está en función de coherencias y correlaciones, entre las que están siendo procesados los acontecimientos. Cuando la coherencia y la correlación abarcan múltiples episodios, el organismo se compromete a una línea de acción (una intención anterior, una estrategia) que se hace resistente a la perturbación por reacciones de orientación particulares (excitaciones), y que posteriormente guiará la acción futura. Entonces el organismo es competente para llevar a cabo la acción (intención-en-acción, táctica); ésta se ejecutará ahora de manera competente, sin producirse ya nuevas reacciones de orientación (Brooks, 1986; Pribram, 1980). Esta cascada que caracteriza el procesamiento episódico, lleva finalmente a una considerable autonomía (un estado emocional o motivacional) de la competencia a la que se ha comprometido. Sin embargo, este estado no es un sentimiento vago, sino que se dirige a los contenidos específicos de la historia de refuerzos.

3. LA CONCIENCIA NARRATIVA: LA CORTEZA PREFRONTAL Y EL HEMISFERIO IZQUIERDO

3.1. Introducción

Como es de todos sabido, durante algún tiempo se llevaban a cabo lesiones quirúrgicas del lóbulo frontal con el fin de aliviar el dolor intratable, compulsiones, obsesiones y depresiones endógenas. Estos procedimientos psicoquirúrgicos se basaban en la relación funcional entre la corteza intrínseca frontal y el cerebro límbico, ahora ya bien establecida en primates no humanos (Pribram 1950, 1954, 1958; véase también Ramírez, 1983). Además, las lesiones frontales también pueden acarrear, tanto en monos como en humanos, un comportamiento obsesivo, perseverante y compulsivo, o un aumento de la distractibilidad (Pribram, Ahumada, Hartog, y Roos, 1964; Oscar-Berman, 1975). Las formas extremas de distracción y obsesión se deben a falta de «sensibilidad» al *feedback* de las consecuencias. Tanto los resultados de los experimentos con monos como las observaciones clínicas prueban el hecho de que los sujetos con lesiones frontales, ya sean quirúrgicas, traumáticas o neoplásicas, son incapaces de ser guiados por las consecuencias (Pribram, 1959, 1962; Luria, Pribram y Homskaya, 1964; Konow y Pribram, 1970).

En una situación continuamente cambiante donde se hace difícil la demarcación episódica de las consecuencias, o cuando se bloquea la transferencia entre las eventualidades que comprenden contextos, deben movilizarse otros recursos. Estas situaciones demandan una intervención ejecutiva, si la acción ha de ser consecuente. El tema de un procesador ejecutivo consiste en un sistema cerebral que dirige y asigna los recursos del resto del cerebro. Normalmente, el *input* de los receptores sensoriales o internos se asigna por adelantado, creando de modo transitorio un «foco dominante» de activación dentro de un sistema cerebral o de otro (para consulta véase Miller, Galanter, y Pribram, 1960; Pribram 1971, páginas 78-80). Sin embargo, cuando se establecen demandas extras en las operaciones rutinarias de asignación, deben reorganizarse las coherencias entre propiedades y prioridades, iniciándose una inferencia práctica. Las propiedades deben estructurar las competencias, ordenándose las prioridades y evaluándose los aspectos prácticos.

3.2. Propiedades, prioridades y aspectos prácticos

La corteza prefrontal está rodeada por sistemas que, cuando son excitados eléctricamente, producen movimientos y efectos vegetativos. En la superficie lateral del lóbulo frontal se encuentra la clásica corteza precentral motora (para consulta véase Buey, 1994; Pribram, 1991, capítulo 6). En la superficie medio basal del lóbulo se encuentran las áreas motoras límbicas de la corteza orbital, frontal media y cingulada (Kaada, Pribram y Epstein, 1949; Pribram, 1961). De ahí que sea probable que las funciones de la corteza prefrontal estén en gran medida relacionadas con estos efectos somatomotores y vegetativos.

Al mismo tiempo, la corteza prefrontal recibe un *input* del área medial del tálamo, del *nucleus medialis dorsalis.* Esta parte del diencéfalo comparte con los núcleos medial y anterior (origen del *input* a la corteza límbica) una organización diferente a la de las proyecciones del grupo ventrolateral a la convexidad cortical del hemisferio (véase Chow y Pribram, 1956; Pribram, 1991).

Datos de anatomía y fisiología comparadas también muestran esta estrecha relación de la corteza prefrontal con la parte medial del cerebro límbico. El *gyrus proteus,* que en gatos y otros animales no primates es el homólogo de la corteza frontal de los primates, recibe su proyección de la zona magnocelular medial del *nucleus medialis dorsalis.* Esta proyección cubre gran parte de la zona anterior de la corteza frontal medial. La superficie lateral del *gyrus proteus* se limita a un a modo de estrecha astilla. Parece como si, durante la evolución de los primates, hubiera habido

una rotación lateral de la corteza prefrontal, tal como parece haber ocurrido a nivel medial en la corteza occipital.

Estas consideraciones fisiológicas y anatómicas sugieren que la corteza frontal se ocupa de relacionar las funciones motoras límbicas con aquellas de la convexidad dorsolateral. Esta relación ha sido expresada por Deecke y su grupo (1985) en términos del qué, cuándo y cómo de la acción. Tras un extenso estudio usando grabaciones eléctricas hechas en humanos, concluyeron que: *a)* la corteza orbital entra en juego cuando la pregunta es qué hacer; *b)* la corteza lateral se activa cuando la pregunta es cómo se tiene que hacer algo, y c) las áreas dorsales del lóbulo participan cuando se trata de cuándo hacerlo. De acuerdo con las conexiones anatómicas de las zonas prefrontales del lóbulo descritas a continuación, «qué» puede traducirse por «propiedad», «cómo» por «prácticabilidad», y «cuándo» por «prioridad».

Desde un punto de vista anatómico, los sistemas prefrontales comprenden tres partes principales (véase Pribram 1987a, 1990):

1.° Un sistema orbital, derivado de la misma reserva filogenética que la amígdala, y ambas están conectadas recíprocamente (así como otras partes de los ganglios básales, tales como el *nucleus accumbens,* que se han demostrado estar implicadas en el procesamiento límbico). Como podría esperarse, dada la función de la amígdala en la familiarización, en los fenómenos en *déjà vu* y *jamais vu,* este sistema orbital amplía las sensibilidades sobre qué hacer, a una propiedad basada en el procesamiento episódico.

2.º Un sistema dorsal, derivado de las mismas raíces que el sistema hipocampal, que incluye la corteza límbica medial frontal cingulada; ambas también están conectadas entre sí. Dada la implicación del hipocampo en procesos recombinantes (en la innovación) del sistema prefrontal, es de esperar su control sobre la flexibilidad con la que deben realizarse las acciones, ordenando una serie de prioridades que aseguren una acción eficaz.

3.º Un sistema lateral, con fuertes conexiones recíprocas con la convexidad cerebral posterior; es el que implica la corteza frontal en una variedad de modalidades senso-motoras cuando el *input* sensorial de las consecuencias de la acción especifica la situación de forma incompleta. En tales situaciones resulta necesaria una deducción práctica.

3.3. Organización de la coherencia

Además de su demarcación mediante reacciones orientadoras sucesivas, un atributo calificativo de un episodio es que lo que está siendo pro-

cesado sea coherente: el procesamiento debe manejar la covariación en términos de familiaridad, equivalencia y novedad. La covariación puede llevar a la interferencia, dando lugar a la incapacidad de ordenar el procesamiento de los sucesos. Recuérdese que son estos efectos primeros y recientes los que se debilitan tras lesiones de la amígdala y del hipocampo. Los monos con lesiones prefrontales muestran dificultad en el procesamiento de la parte intermedia a lo largo de una serie de sucesos. Este deterioro se atribuye al aumento de las interferencias proactivas/retroactivas entre los objetos de la serie (Malmo y Amsel, 1948).

El deterioro también aparece en pacientes con daños en la corteza frontal. Estos pacientes son incapaces de recordar el lugar que ocupa un hecho en una secuencia: pierden la capacidad de «situar en el tiempo» los hechos, es decir, de situarlos dentro de un episodio. Milner (Milner, 1974; Petrides y Milner, 1982) realizó una serie de experimentos con este tipo de pacientes, demostrando cómo el deterioro del procesamiento afecta la zona intermedia de un episodio. En sus estudios, lo que se hace confuso es cuan relativamente reciente es un hecho, y la posición en serie de experiencias covariantes. Kinsbourne y Wood (1975) también observaron pacientes con daños fronto-límbicos, coincidiendo con la teoría defendida en el presente libro: interpretan el deterioro en el procesamiento de la posición en una serie como un desarreglo del contexto que estructura un episodio.

Fuster (1988) conceptualiza el procesamiento prefrontal del contexto en términos de contingencias temporales cruzadas. El cuan relativamente reciente es un hecho, por ejemplo, implica que existe un contexto temporal dentro del cuál algo puede ser más o menos reciente en relación a otra cosa. De cualquier modo, como indican los resultados experimentales en los que se manipula el contexto espacial, como ocurre en las variantes de tareas de constancia de objetos (Anderson, Hunt, VanderStroop y Pribram, 1976), la influencia contextual puede ser tanto espacio-temporal como temporo-temporal. En otros experimentos (Brody y Pribram, 1978; Pribram, Spinelli y Kamback, 1967) se han obtenido datos que indican la participación prefrontal cuando el procesamiento se ve influenciado por dos o más claros conjuntos de contingencias contextúales covariantes, incluso cuando ambas son espaciales.

El cálculo de esta covariación exige procesar las contingencias espaciales, espacio-temporales y temporales cruzadas. En el condicionamiento clásico y operante, las consecuencias del comportamiento son contiguas en el tiempo y en el espacio con las condiciones de los estímulos que inician la conducta. La contigüidad determina el episodio condicionante. Cuando la contigüidad disminuye, la estimulación que interviene entre la iniciación y la consecuencia tiene la capacidad de distraer y, por tanto, de

impedir el procesamiento de la covariación, desestabilizándose el procesamiento. Las perturbaciones sólo son controladas si un estado estable y coherente instruye y dirige el proceso.

En virtud de los procesos realizados por la parte media de la corteza prefrontal, los episodios covariables están entrelazados en una historia que se expresa en lenguaje cuando el hemisferio izquierdo está implicado. Esta historia puede convertirse en una narración del mito por el cual «yo» vivo. Esta narración compone y está compuesta por una intención, una estrategia que sirve para el individuo en cuestión, como una guía práctica para actuar con el fin de conseguir temporalmente estabilidad ante una asombrosa gama de variaciones de acontecimientos (Pribram, 1991,1992).

Cuando la narrativa se hace disfuncional, como ocurre durante las depresiones endógenas o la persistencia de obsesiones o convulsiones, los síntomas pueden aliviarse cambiando el substrato neural de dicha persistencia, es decir, cambiando el substrato neural del «yo».

La conciencia se pone de manifiesto (mediante relato verbal) cuando se perturba la familiaridad, se actualiza un episodio, y se incorpora a la narrativa. (Pribram, 1991, apéndices C y D). Y, por el contrario, la conciencia se atenúa cuando se unen las acciones y sus guías se hacen coherentes, convirtiéndose en hábiles, elegantes y automáticas (Miller, Galantery Pribram, 1960).

8

Procesos conscientes: dimensiones intuitivas e intencionales

1. CONCIENCIA Y LOS PROCESOS INCONSCIENTES

Freud y la mayoría de los filósofos no han querido significar con el término «conciencia» ni los estados, ni los contenidos. Freud, que recibió formación tanto filosófica como médica: ¿a qué estaba refiriéndose cuando recalcó la importancia de los procesos inconscientes?, ¿a la definición médica o a la filosófica? La mayoría de sus interpretaciones sugieren que los procesos inconscientes funcionan sin conciencia, automáticamente, de modo muy similar a como lo hacen los procesos respiratorios y gastrointestinales. El mismo Freud parece haber fomentado este punto de vista al sugerir una división «horizontal» entre los procesos conscientes, preconscientes e inconscientes, y la «represión» que intenta llevar las estructuras motivadas por la memoria a capas más profundas, donde ya no acceden a la conciencia. Aún así, en su escrito *Projecto para una Psicología Científica* (1895), las estructuras motivadas por la memoria son programas neurales situados en la parte interna del cerebro, accediendo a la conciencia por medio de sus conexiones corticales, que determinan si un deseo motivado por la memoria se hace o no consciente. Cuando el programa neural se convierte en un proceso secundario, entra bajo el control voluntario que implica pruebas de la realidad y, por lo tanto, de la conciencia. Usemos el lenguaje como ejemplo: uno puede saber dos idiomas, pero en un momento cualquiera «tienes conectado sólo uno a la corteza»,

mientras que el otro permanece «inconsciente», no poniéndose de manifiesto de modo voluntario (Pribram y Gilí, 1976).

La unión de los procesos conscientes a la corteza no es tan *naive* como puede parecer en un principio. Como ha demostrado Weiskrantz (Weiskrantz et al., 1974; Weiskrantz, 1986) en los casos que servían de introducción a este trabajo, cuando se sufre extirpación unilateral de la corteza visual se produce lo que él denomina «visión ciega» *(blind sight):* estos pacientes insisten en que no pueden ver nada en la zona opuesta a su lesión, pero cuando se les pone a prueba, se observa que pueden situar e identificar con una precisión extraordinaria objetos grandes en su hemisferio «ciego». Aún más, hay pacientes con lesiones del lóbulo parietal que presentan «negligencia» *(neglect)* unilateral (véase Heilman y Valenstein, 1972): suelen manejar de forma correcta sus miembros con problemas de «negligencia»; así, por ejemplo, H.M., un paciente que había sufrido una resección amígdalo-hipocampal, tras ser entrenado mediante condicionamiento operante, mantuvo durante años los resultados obtenidos gracias al entrenamiento, aunque insistía en no reconocer la situación, ni en recordar nada del entrenamiento (Sidman, 1968).

En monos, dos años después de sufrir lesiones de este tipo, también muestran una retención casi total de lo aprendido mediante entrenamiento; esta retención es incluso mejor que la mostrada por sujetos no operados, utilizados como control.

En resumen, tanto los monos como los pacientes con «visión ciega» son claramente conscientes, en el sentido médico-instrumental. Lo que ha dejado de funcionar correctamente ha sido su capacidad de reflejarlo en su experiencia y comportamiento, debido al deterioro de su capacidad de distinguir con claridad entre la realidad personal y la extra-personal. Esto les deja con una conciencia deteriorada en el sentido filosófico: su comportamiento y su experiencia dejan de ser intencionales; ya no son deliberados.

Tanto el pensamiento psicoanalítico actual como el de psicólogos experimentales, como Hilgard, tienden a interpretar la distinción entre consciencia e inconsciencia en este sentido filosófico. Por ejemplo, Matte Blanco (1975) propone definir la conciencia como la capacidad de hacer claras distinciones, de identificar alternativas. Este distinguir claramente incluiría ser capaz de distinguir entre la realidad personal y la extrapersonal. Por otro lado, siempre según Matte Blanco, los procesos inconscientes estarían compuestos de infinitos *sets* «donde reina la paradoja y los supuestos se convierten en iguales». Cuando están siendo calculados los infinitos, no sirven las reglas de la lógica: por ejemplo, el dividir una línea de longitud infinita tiene como resultado dos líneas también de

duración infinita; es decir, uno sería igual a dos. El estar profundamente comprometido en una relación, por ejemplo entre dos seres queridos, permite que se den el amor y el éxtasis, pero también el sufrimiento y el enfado. Siguiendo en esta línea de pensamiento, Cari Jung (1960) definió los procesos inconscientes como aquellos involucrados en sentimientos emocionales y motivacionales.

2. CONCIENCIA INTUITIVA

Gran parte de lo que se llama «intuición» se basa en tales disposiciones y contenidos inconscientes. Bergson (1922-1965) definió la «intuición» como una conjetura que uno está dispuesto a poner a prueba. Poner a prueba significa hacer distinciones, plantear alternativas y comparar las distinciones con la realidad. Tales pruebas de la realidad y de los procesos cerebrales implicados en ellas, han sido detalladas por Freud en su *Proyecto para una Psicología Científica* (1895-1966; véase también: Pribram, 1987; Pribram y Gilí, 1976).

La interpretación de Karl Pribram respecto a esta distinción entre consciencia e inconsciencia, en cuanto que se relaciona con el comportamiento y la experiencia humana, está en la misma línea de Matte Blanco, Cari Jung y Sigmund Freud. Todos ellos definen la conciencia de una forma más cercana a la perspectiva filosófica que a la médica. Consecuentemente, traer las fuentes del comportamiento y de la experiencia a la consciencia significa hacer distinciones para proporcionar alternativas, para tomar decisiones, para informarse, en el sentido de reducir la incertidumbre, propuesto por Shannon (Shannon y Weaver, 1949).

Los detalles sobre cómo se logran tales distinciones no se conocieron hasta finales de los sesenta, cuando unos cuantos teóricos comenzaron a indicar la diferencia entre procesos homeostáticos, de *feedback,* por un lado, y programas, procesos homeosréticos, de *feedforward,* por otro (por ejemplo, MacKay, 1966; Mittlestaedt, 1968; Waddington, 1957; Ashby, comunicación personal, 1970; McFarland, 1971; Pribram, 1971). Los mecanismos de *feedback* dependen del procesamiento de error y, en consecuencia, son sensibles a las perturbaciones. Los programas o mecanismos de *feedforward* funcionan hasta que se acaben, independientemente de los obstáculos que se encuentren en su camino, a no ser que sean detenidos por completo. La diferencia entre los mecanismos en *feedback* y en *feedforward* es la misma hecha por Freud entre procesos primarios y secundarios (Pribram y Gill, 1976, capítulo 1).

Si se consideran seriamente estas interpretaciones, se hace necesario un importante cambio en la perspectiva. Según la definición psicoanalítica, los procesos inconscientes no están ni completamente «sumergidos» ni completamente indisponibles para la experiencia, sino que también pueden ser experimentados por el sujeto. Los procesos inconscientes proporcionan las disposiciones emocionales y el contexto motivacional dentro del que se construyen las realidades personales y las extrapersonales, y se forman las intuiciones. Como mostraron los clásicos experimentos de Schachter y Singer (1962), los sentimientos son en gran medida indiferenciados; y tendemos a tenerlos en cuenta y a etiquetarlos de acuerdo con las circunstancias en las que se manifiestan (ver una reciente revisión de esta postura en: Reisenzein y Schonplug, 1992).

En este sentido, el comportamiento también está bajo el control de procesos inconscientes. Cuando exploto de ira, soy consciente de lo que he hecho y de los efectos de dicha ira sobre otras personas o cosas. Puedo, o no, haber puesto atención a cómo se iba acumulando tal sentimiento antes de estallar. Y puedo haber proyectado esta acumulación hacia otros o, por el contrario, intraproyectado hacia mí mismo a partir de ellos. Pero podría haber sido consciente de todo esto intuitivamente, bajo la orientación de un amigo o de un terapeuta, y aun así encontrarme lleno de ira incontrolable. Pero el control inconsciente sólo se convertirá en control consciente cuando los hechos que desencadenan la ira son separados claramente en distinciones alternativas o relacionadas armónicamente. Es ridículo pensar que una persona con una obsesión o con una compulsión no es consciente de su comportamiento o de su experiencia. Por el contrario, dicho paciente es muy consciente de ello..., y se siente fatal. Pero, sin ayuda, se siente incapaz de diferenciar los controles sobre el comportamiento generado por sus sentimientos.

3. CONCIENCIA E INTENCIONALIDAD

La neurología clínica ha distinguido clásicamente entre los controles implicados en el comportamiento voluntario y los implicados en el involuntario. La distinción se basa en la observación de que lesiones en el cerebelo alteran el comportamiento voluntario (intencional), mientras que lesiones en los ganglios básales producen trastornos en los movimientos involuntarios (instrumentales). El daño a los circuitos cerebelosos está ocasionado por un mecanismo en *feedforward,* más que por uno en *feedback* (ya lo describió así Ruch en el *Handbook of Experimental Psychology* de Stevens, 1951, aunque entonces aún no se disponía del término *feedforward*).

Basado en estudios con microelectrodos llevados a cabo por Eccles, Ito y Szentagothai (1967), Pribram (1971a) amplió la conclusión anterior, sugiriendo que los hemisferios cerebelosos realizarían cálculos de forma rápida, extrapolando dónde terminaría un determinado movimiento, caso que tuviera que continuar, y mandarían los resultados de dichos cálculos a la corteza cerebral motora, posibilitando así su comparación con el objetivo al que se dirige el movimiento. El análisis experimental de las funciones de la corteza motora ha mostrado que tales objetivos están formados por «imágenes de consecución» construidas en parte basándose en experiencias pasadas (Pribram, 1971, capítulos 13,14 y 16; 1991, capítulo 6; Pribram, Kruger, Rominson y Berman, 1955-1956; Sharafat, Ramírez y Pribram, 1980; Pribram, Sharafat y Beekman, 1984).

Mientras que el circuito cerebeloso está al servicio del comportamiento intencional, los ganglios básales son importantes para el comportamiento instrumental involuntario. Las lesiones en los ganglios básales aumentan los temblores en reposo, y restringen marcadamente las expresiones de sentimientos motivacionales. Desde hace mucho tiempo los neurólogos (véase por ejemplo, Buey, 1944) han sostenido que estas alteraciones se deberían a interferencias en las relaciones de *feedback* normal entre los ganglios básales y la corteza cerebral. De hecho, la extirpación quirúrgica de corteza motora en pacientes con lesiones en ganglios basales, con el fin de compensar el desequilibrio producido por dichas lesiones, se ha demostrado muy eficaz en el alivio de las continuas molestias ocasionadas por movimientos involuntarios, características de las enfermedades de ganglios básales.

William James también distinguía claramente entre la acción voluntaria (deseada) y el comportamiento instintivo (motivado), sugiriendo que la acción voluntaria se basaría en la auto-conciencia, a la que denominó «conciencia personal». Esta auto-conciencia, que se distingue de la conciencia ordinaria, se daría al prestar atención a los procesos corporales. Aunque James no se planteó ningún problema especial al respecto, su contemporáneo Brentano –el maestro de Freud– lo consideró clave respecto a lo que hace que el hombre sea humano. Basándose en los escolásticos, Brentano presentó la inexistencia intencional (denominada «intencionalidad» por Husserl) como el proceso clave que distingue entre observador y observado. Pribram (1976) simplifica de alguna manera el debate siguiendo los pasos del procesamiento que lleva desde la distinción entre intenciones a su realización en acción, y desde percepciones a su realización como realidad objetiva: el «yo» y el «otro». Basado en evidencias neuropsicológicas comentadas más arriba, afirma que la expresión invo-

luntaria de estados emocionales y motivacionales puede llevar a intuiciones antes de su formulación como intenciones.

Este proceso de distinción cada vez más clara entre realidades objetivas personales y extrapersonales, culmina en el dualismo cartesiano y en la distinción entre sujeto y objeto a la que suelen referirse los filósofos cuando hablan de la diferencia entre procesos conscientes (intencionados) e inconscientes (intuitivos). Y es esta naturaleza intuitiva del comportamiento motivado inconscientemente la que se enfatiza en el psicoanálisis, cuando el terapeuta pide al paciente que dé a conocer sus sentimientos.

4. CONCIENCIA Y ATENCIÓN

Al igual que Freud, William James (1901/1950) insistió en que la mayoría de los temas relacionados con la formación de la conciencia intencional a partir de los procesos inconscientes instrumentales también tienen que ver con la atención. James, sin embargo, dio un paso más, al señalar que la atención establece límites en la competencia: los límites del periodo de atención. Gilbert Ryle (1949) nos ha recordado que en realidad el término inglés *mind,* que corresponde a «mente» en nuestro idioma, procede de *minding*, que significa «prestar atención», atender.

Durante más de dos décadas mi laboratorio ha estado investigando los procesos neurales involucrados en la atención. Un estudio comprehensivo de nuestras investigaciones, completadas con las de otros colegas (Pribram, 1977, 1990; Pribram y McGuinness, 1975, 1992), diferencia tres aspectos de interés, cada uno involucrado con un sistema neural y neuroquímico distinto:

1º «excitación», relacionado con la respuesta fásica corta; se involucra con la amígdala;

2º «activación», relacionado con la disposición tónica (minuto a minuto) del organismo para responder selectivamente; se centra en los ganglios básales, y más concretamente en el núcleo caudado; y

3º «esfuerzo», que actúa crónicamente (hora a hora) para coordinar los mecanismos fásicos y los tónicos; involucra críticamente el sistema del hipocampo, una parte filogenéticamente antigua del sistema nervioso.

Un análisis de la actividad eléctrica cerebral desencadenada por breves estimulaciones sensoriales (véase revisión en: Pribram y McGuinness, 1992) muestra que los sistemas de excitación (amígdala) y de activación (núcleo caudado) siguen un proceso básico centrado en el tálamo dorsal, que es la vía de paso del *input* sensorial a la corteza cerebral. Si analizamos esta actividad eléctrica cerebral, observamos que: sus componentes

tempranos reflejan un procesamiento a través de sistemas que conectan directamente, a través del tálamo, las superficies sensoriales periféricas con las superficies corticales; mientras que sus componentes tardíos reflejan los procesos iniciados en la corteza intrínseca, o de «asociación», y que se proyectan hacia la región tectal del tronco del encéfalo, la cual a su vez influye en un *input* talámico que modula la actividad en las vías sensoriales directas; es precisamente la actividad reflejada en estos componentes eléctricos tardíos la que constituye la activación. El *input* talámico, sin embargo, está regulado por *inputs* procedentes del sistema de excitación, centrado en la amígdala; cuando se estimula este sistema, se produce un efecto opuesto al del sistema de activación.

La coordinación de los procesos de atención fásicos («excitación») y tónicos («activación») suele demandar «esfuerzo». Cuando hay que «poner atención», el sistema hipocampal influye rostralmente sobre el sistema de excitación a través de conexiones frontales con la amígdala, y caudalmente sobre el sistema de activación a través de conexiones con el tronco encefálico.

Hablando de «esfuerzo» y de «poner atención», viene a colación la relación entre atención e intención, o si se prefiere, entre volición y voluntad. Una vez más William James ya había señalado que una buena parte de lo que llamamos esfuerzo voluntario consiste en el mantenimiento de la atención o su repetido planteamiento de un problema dado hasta lograr su solución.

En resumen, el análisis de los cambios del potencial eléctrico cerebral evocados por breves estimulaciones sensoriales ha demostrado que el procesamiento puede dividirse en varias etapas, habiéndose identificado los sistemas neurales intrínsecos peri-sensoriales implicados en la atención, y aquellos otros implicados en procesos para-atencionales. Sólo algunas de estas etapas de procesamiento se encuentran correlacionadas con la percepción de la atención. Otros son para-atencionales: preceden y siguen a la atención, e influyen críticamente en lo que se presta atención; éstos, por tanto, suponen conciencia instrumental, pero no intencional.

9

Consciencia transcendental

Tal como hemos señalado en el epigrama que sirve de introducción a este libro, James no limitó su exploración a los estados de conciencia corrientes. La tradición esotérica de la cultura occidental y las tradiciones místicas orientales están repletas de ejemplos de estados poco comunes que producen contenidos extraños. Estos estados se alcanzan mediante una variedad de técnicas, como la meditación, el yoga o el zen. Los contenidos resultantes de tales estados parecen diferir de los sentimientos y percepciones corrientes.

Stevenson (1974) y Morse, Venecia y Milstein (1989), entre otros, agrupan tales experiencias en los siguientes tipos: 1ª experiencia «oceánica»: una fusión de las realidades corpóreas, y extracorpóreas; 2ª experiencia «meta-mí»: aunque continúen distinguiéndose claramente las realidades corpóreas y extracorpóreas, también se experimenta otra realidad «más allá de mí»; y 3ª experiencia del «yo»: se hace transparente, experimentando todo en todas partes; ya no hay una segmentación de la experiencia en episodios, ni los acontecimientos se enredan en una estructura narrativa. Todas estas experiencias pueden ser inducidas mediante fármacos, como los anestésicos que actúan sobre el citoesqueleto neural y los microprocesos sinaptodendríticos.

Sus contenidos, que frecuentemente se atribuyen a alguna estructura vecina, suelen conocerse como «espirituales». Estos aspectos espirituales de la conciencia pueden explicarse asumiendo que la excitación del cerebro fronto-límbico (especialmente la del hemisferio derecho) tiene un efecto decisivo sobre los procesos dendríticos corticales, que caracterizan los campos sinaptodendríticos en los sistemas extrínsecos sensoriales, implicados en la construcción de una realidad objetiva.

Además de la enorme correspondencia entre los campos sinaptodendríticos corticales y la organización de las superficies sensoriales que dan lugar a las características generales de procesamiento en los sistemas extrínsecos, también participa un microproceso dependiente de la organización interna de cada campo. Como comentamos al principio, la organización interna de los campos sinaptodendríticos corticales incluye, entre otras características, una dimensión espectral: están sintonizados a anchos de banda limitados de frecuencias de energía radiante (visión), sonido y vibración táctil, tal como he comentado en otras publicaciones (Pribram, 1966, 1971a, 1982, 1991; Pribram, Nuwer y Barón, 1974; Pribram y Ramírez, 1980, 1981).

Hasta los cincuenta no se sabía cómo funcionaba el cerebro para hacer posible la percepción y cómo podían almacenarse los efectos de las experiencias percibidas. En gran parte se debía al hecho de que nadie sabía cómo podían operar los procesos distribuidos para producir la realidad palpable. Así, Gary Boring (1929), en su *Historia de la Psicología Experimental,* admitía que, dado el nivel de conocimiento disponible en su época, los psicólogos que estudiaban la función cerebral poco podrían conseguir; y Karl Lashley (1950) llegó a concluir que la búsqueda de un engrama de memoria codificada, a la que dedicó toda su vida, había sido en vano.

El panorama cambió drásticamente a principio de los sesenta, cuando los ingenieros descubrieron que los hologramas ópticos podían producirse usando la formulación matemática de Dennis Gabor (1948). Las matemáticas de la holografía y las propiedades físicas de los hologramas explicaban de modo palpable cómo podía distribuirse la memoria y cómo podían recuperarse las imágenes percibidas y almacenadas según dicha distribución. Ingenieros (por ejemplo, Van Heerden, 1963), psicofísicos (Jules y Pennington, 1965) y neurocientíficos (Pribram, 1966; Pollen, Lee y Taylor, 1971), vieron la importancia de la holografía en la solución del hasta entonces insoluble funcionamiento cerebral, en cuanto a memoria y percepción (Barrett, 1969; Campbell y Robson, 1968; Pribram, Nuwer y Barón, 1974; Pribram y Ramírez, 1980, 1981).

Este aspecto del procesamiento –atemporal, sin espacio, y sin causa– es desencadenado por una excitación fronto-límbica que prácticamente elimina el influjo inhibidor de los alrededores de los campos receptivos en los órganos sensoriales (Spinelli y Pribram, 1975), permitiendo que estos sistemas funcionen holísticamente. Este tipo holístico de procesamiento es el responsable de las dimensiones aparentemente extra-sensoriales de las experiencias que caracterizan las tradiciones esotéricas: debido a su propiedad envolvente, estos procesos tienden a arrollar las distinciones

ordinarias, tales como la diferencia entre realidad corpórea y extracorpórea.

Estas distinciones ordinarias se deben al aumento en la inhibición de los campos receptivos, cuando se activan los sistemas de la convexidad cortical posterior (Pribram, Lassonde y Ptito, 1981). El sistema sensorial se convierte en un sistema de procesamiento de información en el sentido de Shannon (Shannon y Weaver, 1949), posibilitándose las elecciones intencionales entre alternativas. Esto es comparable con el proceso conocido en física cuántica como «colapso de la función de la onda». Por otro lado, en las tradiciones esotéricas, la conciencia no se limita a elecciones entre alternativas, siendo más instrumental que intencional.

Durante el último medio siglo estamos siendo testigos de un considerable desarrollo en la física cuántica, muy interesante por lo que a nuestro tema se refiere, en cuanto que trata de la especificación de un orden más abarcante y cósmico. Hoy día parece clara la existencia de límites en la precisión de una medida, cuando se están tomando otras. Este límite se expresa como una indeterminación. Gabor, en su descripción de un *quantum* de información, demostró que la comunicación describe una indeterminación similar. Esto nos lleva a una unidad de incertidumbre mínima, que es la que describe la máxima cantidad de información que puede utilizarse para procesar.

Estas contribuciones han permitido que nuestro entendimiento sobre la microestructura de la comunicación –y por tanto, de la observación– converja con el de la microestructura de la materia. La necesidad de especificar las observaciones que llevan a inferir las propiedades de la materia ha llevado a físicos ilustres a escribir una representación del observador dentro de la descripción de lo observable. Algunos de ellos han señalado la similaridad de esta especificación con descripciones esotéricas de la conciencia, como lo muestran libros con títulos tales como *El Tao de la Física* (Capra, 1975), o *El Baile de los Maestros del Wu Li* (Zukav, 1971).

Nos encontramos, por tanto, ante una verdadera revolución en el pensamiento occidental. Las tradiciones científicas y las esotéricas han estado en conflicto desde la época de Galileo. Hasta ahora, cada descubrimiento científico, y la consiguiente teoría desarrollada a partir de él, ha ido ensanchando la brecha entre la ciencia objetiva y los aspectos espirituales subjetivos de la naturaleza humana. Esta brecha alcanzó su máximo a finales del siglo XIX, cuando la humanidad tuvo que elegir entre Darwin y Dios, o cuando Freud nos mostraba el cielo y el infierno residiendo dentro de nosotros, y no en nuestra relación con el universo natural. Durante el presente siglo, descubrimientos científicos como los seña-

lados brevemente en el presente libro, lejos de amoldarse a la mencionada pauta del siglo pasado, se muestran en consonancia con las experiencias espirituales de la humanidad.

Esto es un augurio excelente para el nuevo milenio que se avecina: una ciencia que se conjuga con la naturaleza espiritual del hombre puede contribuir más al bienestar humano que la ciencia tecnológica del pasado inmediato.

Conclusión

Los avances de las neurociencias han contribuido en gran medida a que hoy día se acepte dentro del ámbito científico la existencia de experiencias conscientes muy variadas.

Los estados de conciencia están unidos a configuraciones neuroquímicas de campos sinapto-dendríticos; el procesamiento consciente a la atención, a la volición y al pensamiento. Estos contenidos de la conciencia pueden agruparse en tres categorías principales: *a)* la construcción de una realidad objetiva, personal y extra-personal, mediante su procesamiento por sistemas de la convexidad cerebral posterior; *b)* la construcción de la narrativa, compuesta por episodios y eventualidades procesados por el cerebro fronto-límbico; y c) una variedad transcendental de conciencia que va más allá de la narrativa, y que procede enteramente de los microprocesos dendríticos corticales, donde se liberan las ataduras espacio-temporales tan esenciales para la construcción de una realidad personal y extra-personal.

Al igual que ocurre con tantas otras construcciones categóricas que tomamos como unitarias –por ejemplo, el tiempo, la complejidad, la mente, o el cerebro–, su comprensión exigirá el análisis de sus componentes, que parecen estar conectados sólo de manera accesoria. El problema consistirá en preguntarse por qué se agrupan estos componentes. Hay alguna intuición que no se plantea. Respecto a la conciencia, esta intuición puede referirse, no a lo que se experimenta o a cómo se genera la experiencia, sino simplemente a la unidad del experimentar. El diccionario define «experimentar» como «intentar», «poner a prueba». En un sentido profundo, por tanto, la conciencia se dará cuando ocurra un suceso o una serie de sucesos que «intenten» desestabilizar: una acción o plan interrumpido, un terremoto u otro acontecimiento ambiental imprevisto, un desequilibrio neuroquímico de un proceso homeostático. En una palabra, ser consciente consiste en experimentar, en probar y ser puesto a prueba. Parafraseando a Descartes, podríamos concluir diciendo que: yo pruebo y soy puesto a prueba, luego soy consciente.

Bibliografía

PRIMERA PARTE

Antón G. Theodor Meynert. Scine Person, sein Wirken und sein sein Werk. *J Psychol Neurol* (Leipzing), 1930; *40:* 256-281.
Asanuma H. Recent developments in the study of the columnar arrangement of neurons within the motor cortex. *Physiological Review,* 1975; *55:* 143-156.
Bagshaw MH, Pribram KH. Cortical organization in gustation. *Journal of Neurophysiology,* 1953; *16:* 499-508.
Baillarger JGF. Recherches sur la structure de la couche corticale des circonvulations du cerveaux. *Mdns Acad Roy de Med,* 1840; *8:* 149-183.
Bastian HC. *A treatise on aplasta and other speech defects.* London, Lewis, 1898.
Bechterev WV. *Die Funktionen der Nervencentra.* Berlin, Fischer, 1911.
Bekesey G von. *Sensory inhibition.* Princeton, Prrinceton University Press, 1967
Bell C. *An exposition of the natural system of the nerves of the human body.* Philadelphia, Carey y Lea, 1825.
Berger H. Über das Elektroencephalogramm des Menschen. *Arch Psychiatr Nervenkr,* 1975; *87:* 527-570.
Berlin R. *Beitrag zur Strukturlehre der Groβhirnwindungen.* Erlangen, 1958.
Bernstein N. *The co-ordination and regulation of movements.* New York, Pergamon, 1967.
Betz. VA. Anatomischer Nachweis zweier Gehirnzentren. *Zbl med Wiss,* 1874; *12:* 578-580 y 595-599.
Bianchi L. *La mecánica del cervello e la fonzione dei lobi frontali.* Torino, Fratelü Bocea, 1920.
Bianchi L. Sulle degenerazioni descendenti endoemisferiche seguite alia estirpazione dei lobi frontali. *Brain,* 1895; *18:* 497-522.
Bisiach E y Luzzalti C. Unilateral neglect, representational scheme, and consciousness. *Cortex,* 1978; *14:* 129-133.
Blum JS, Chow KL y Pribram KH. A behavioral analysis of the organization of the parieto-temporo-occipital cortex. *Journal of Comparative Neurology,* 1950; *93:* 53-100.
Bouillard JB. Recherches cliniques propres à démontrer que la parte de la parole correspond à la lésión ds lobules antérieurs du cerveau et á confirmer l'opinion de M. Gall, sur le siège de l'organe du langage articulé. *Archs Gen Med.,* 1825; *8:* 25-45.
Broca P. Remarques sur la siege de la faculte du langage articulé, suivies d'une observation du aphemie. *Bulletin Societe de Anatomie,* 1861; *36:* 330-357.
Broca PP. Sur le volume et la forme du cerveau suivant les individus et süivant les races. *Bull Soc Antrop.* París, 1861; *2:* 139-204.
Broca PP. Localisation des fonctions cerebrals. Siege du langage articulé. *Bull Soc Anthrop.* París, 1863; *4:* 200-202.

Broca PP. Sur le mots aphémie, aphasie et aphrasie. *Gaz d Hôp.,* 1864; *37:* 35 a.

Broca PP. Etude sur le cerveau du gorile. *Rev Anthrop.* París, 1870; 3(Ser. 2): 193-236.

Brodal. *Neurological Anatomy.* New York, Oxford University Press 3 ed, 1983.

Brodal A. *Neurological anatomy in relation to clinical medicine.* New York, Oxford University Press, 1962.

Brodmann K. Beiträge zur histologischen Lokalisation der Grophirnrinde. *J Psychol Neurol* (Leipzig), 1903; 2: 79-107 y 133-159.

Brodmann K. *Vergleichende Lokalisationslehre der Grophirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt aufgrund des Zellenbaus, 1909;* Leipzig, Barth.

Campbell AW. *Histological studies on the localisation of cerebral functions.* Cambridge, University Press, 1905.

Champmann LF y Wolf HG. The human brain - one organ or many?. *Arch Neurol,* 1961; 5: 463-471.

Cajal SR. *Histologie du système nerveaux de l'homme et des vertebres.* Paris, Maloine, 2 vols., 1909-1911.

Chow KL. Further studies on selective ablation of associative cortex in relation to visually mediated behavior. *Journal Comparative & Physiological Psychology,* 1952; *45:* 109-118.

Chow KL y Pribram KH. Cortical projection of the thalamic ventrolateral nuclear group in monkey. *Journal of Comparative Neurology,* 1956; *104:* 57-75.

Clarke E y O'Malley CD. *The human brain andspinal cord.* Beckeley. Los Angeles, Univ. of California Press, 1968.

Creutzfeldt OD. Generality of the functional structure of the neocortex. *Naturwissenschaften,* 1977; *64:* 507-517.

Creutzfeldt OD. Diversification and synthesis of sensory systems across the cortical link. En: O Pompeiano y CA Marsan (eds), *Brain mechanisms and perceptual awareness.* New York, Raven, 1981; pp 153-165.

Desmedt JE (ed). *Cerebral motor control in man: long loop mechanims.* Karger, Basel, 1978.

Dewson JH. Speech sound discrimination by cats. *Science,* 1964; *3619:* 555-556.

Dewson JH, Pribram KH y Lynch J. Effects of ablations of temporal cortex upon speech sound discrimination in the monkey. *Experimental Neurology,* 1969; *24:* 570-591.

Donchin E, Otto DA, Gerbrang LK y Pribram KH. Why a monkey waits. En: KH Pribram y AR Luria (eds), *Psychophysiology of the frontal lobes.* New York, Academic, 1973; 125-138.

Droogleever Fortuyn J. Notes of the architecture of the brain. *Psychiat Neurol Neurochir,* 1963; *66:* 313-317.

Eccles JC. Mammalian systems for storing and retrieving information. En: CD Woody (ed)., *Cellular mechanisms of conditioning and behavioral plasticity.* New York, Plenum, pp 289-302.

Eccles JC, Ito M. y Szentagothai J. *The cerebellum as a neuronal machine.* New York, Springer, 1967.

Ecónomo C von y Koskinas GN. *Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen.* Berlín-Wien, Springer, 1925.

Evarts EY. Effect of ablation of prestriate cortex on auditory-visual associastion in monkey. *Journal of Neurophysiology,* 1952; 25: 191-200.

Evarts EY. Representation of movements and muscles by pyramidal tract neurons of the precentral motor cortex. En: MD Yahr y DP Purpura (eds), *Neurophysiological basis of normal and abnormal motor activities.* Hewlett, Raven, 1967; pp 215-254.

Evarts EV. Relation of pyramidal tract activity to force exerted during voluntary movement. *Journal of Neurophysiology,* 1968; *31:* 14-27.
Evarts EV. Brain mechanisms in motor cotnrol. *Life Sciences,* 1976; *15:* 1393-1399.
Evarts EV. Role of motor cortex in voluntary movements in primates. En: *Handbook Physiology. The Nervous System.* Bethesda, American Physiological Association, 1981; pp 1083-1120.
Ferrier D. *The function of the brain.* London, Smith, Eider, 1876.
Fetz EE y Cheney PD. Postspike facilitation of forelimb muscle activity by primate corticomotorneuronal cells. *Journal of Neurophysiology,* 1980; 44: 751-772.
Flechsig P. *Gehirn und Seele.* Leipzig, Von Veit, 1896.
Flechsig P. *Die Localisation der geistigen Vorgänge insbesondere der Sinnesempfindungen der Menschen.* Leipzig, Von Veit, 1896.
Flechsig PE. Les centres de projection et d'association de cerveau humaine. *XXI' Congrès International de Medicine* (Sect. Neurologie). Paris, 1900; pp 115-121.
Flechsig PE. Developmental (myelogenetic) localisation of the cerebral cortex in the human subject. *Lancet,* 1901; 1027-1029.
Flechsig PE. *Anatomie des menschlichen Gehirns und Rückenmarks auf myelogenetischer Grundlage.* Leipzig, Thieme, 1920.
Flourens P. *Examen de la phrénologie.* Paris, Roulin, 1843.
Foerster O. *Motorische Felder und Bahnen. Ein Handbuch des Neurologie.* Bumke-Foerster, Berlín, vol. VI, 1936; 1-357.
Gall FJ y Spurzheim JC: *Anatomie et physiologie du système nerveaux en general et du cerveau en particulier.* Schoell, Paris, vol. IV, 1810-1819.
Gallup GG. Self-recognition in primates. *American Psychologist,* 1977; *32:* 329-337.
Georgopoulos A, Kalaska JF, Casrminiti R y Massey JT. On the relations between the direction of two-dimensional arm movements and cell discharge in primate motor cortex. *Journal of Neuroscience,* 1982; 2: 1527-1537.
Gibbs FA y Gibbs EL. *Atlas of electroencephalography.* Cambridge, Mass. Addison Waley Press, 1950.
Goldstein K. Die Topik der Gro|3gehirnrinde in ihrer klinischen Bedeutung. *Deustche Zeitschrift Nervenkeilk,* 1923; *77:* 7-124.
Goltz FO. Über die Versichtungen des Gro[3hirns. *Pffügers Arch,* 1988; *42:* 419-467.
Granit R. *The basis of motor cotnrol.* New York, Academic, 1970.
Gratiolet LP. *Mémoires sur les plis cérébraux de l'homme et des primates.* Paris, Bertrand, 1854.
Hamburger V. The developmental history of the motor neuron. *Neurosciences Research Program Bulletin,* 1977; *15:* 1-37.
Hammarberg. *Studier öhver idiotiens klinik och patologe jämte undersökningar af hjarnbarkens normala anatomi.* Uppsala, 1893.
Haymaker W. *The founders of neurology: One hundred and thirty-three biographical sketches prepared for the IVth International Neurological Congress in Paris by 84 authors.* Springfield, Thomas, 1953.
Head H. *Aphasia and kindred disorders of speech.* Cambridge, Harvard University, 1926.
Heilman KM y Valenstein E. Frontal lobe negelct. *Neurology,* 1972; *28:* 229-232.
Hitzig E y Fritsch GT. Über die elektrische Erregbarket des Gro*ß*hirns. Arch *Anat Physiol,* 1870; 300-332.
Hitzig E. *Untersuchungen über das Gehirn. Abhandlungen physiologischen und pathologischen Inhalts.* Berlin, August Hirschwald, 1994.
Hopt A. Über die Verteilung myeloarchitektonischer Merkmale in der Stirnhirnrinde beim Menschen. *J Hirnforsch,* 1956, *2:* 311-333.

Hubel DH y Wiesel TN. Receptive fields, binocular interaction, and functional architecture in the cat's visual cortex. *Journal of Physiology,* 1962;*160:* 106-154.
Hughlings Jackson J. *Selected writings of John Hughlings Jackson* (ed J Taylor). London, Hodder & Stoughton, 1931-1932.
Hyvarinen J. *The parietal cortex of monkey and man.* Berlín, Springer, 1982.
John ER. *Mechanisms of memory.* New York, Academia, 1977.
Jones LA. Motor illusions: what do they reveal about proprioception?. *Psychological Bulletin,* 1988; *103:* 72.86.
Kaada BR, Pribram HK y Epstein JA. Respiratory and vascular responses to monkey from temporal pole, insula, orbital surface and cingulate gyrus. *Journal of Neurophysiology, 1*949; *12:* 347-356.
Kelso JAS y Sallzman EL. Motor control: which themes do we orchestrate? *The Behavioral and Brain Sciences,* 1982; 5: 554-557.
Kimble DP, Bagshaw MH y Pribram KH. The GSR of monkeys during orienting and habituation after selective partial ablations of the cingulate and frontal cortex. *Neuropsychologia,* 1965; *3:* 121-128.
Kleist K. *Gehirnpathologie.* Leipzig, J. Barth, 1934.
Kölliker RA von. *Mikroskopische Anatomie.* Leipzig, Englemann, 3 vols, 1850-1854.
Kornhuber HH. Cerebral cortex, ccrebellum, and basal ganglia: an introduction to their motor functions. En: FO Schmitt y FG Worden (eds), *The Neurosciences 111.* Cambridge, MIT Press, 1974; pp 267-280.
Kreyner J. Myeloarchitectonics of the perisylvian cortex in dog. *J Comp Neurol,* 1964; *123:* 231-241.
Kruger L y Porter P. A behavioral study of the functions of the rolandic cortex in the monkey. *Journal of Comparative Neurology,* 1958; *109:* 91-101.
Kuypers HGIM. The anatomical organization of the descending pathways and their contribution to motor control, especially in primates. En: JE Desmedt (ed), *New development in EMG and clinical neurophysiology,* vol. 3, Basel, Karper, 1973, pp 38-68.
Lackner JR. Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain,* 1988; *111:* 400-419.
Lashley KS. The mechanisns of vision: effects of destroying the visual «associative areas» of the monkey. *Genetical. Psychology Monographies,* 1948,57: 107-166.
Leuret F. *Anatomie comparée du système nerveaux consideré dans ses rapports avec l'intelligence.* Paris, Baillière, 1839.
Loeb J. Die Sehstörungen nach Verletzungen der Grofüiinirinde. *Pflügers Archiv,* 1884; *34:* 67-172.
Loeb J. Beiträge zur Physiologie des GroPhirns. *Pflügers Archiv,* 1889; 39.
Loeb J. *Comparative Physiology of the Brain and Comparative Psychology.* London, Murray, 1901.
Lord JB. Leonardo Bianchi. *J ment Sci,* 1928; *74:* 381-385.
Lynch JC. The functional organization of posterior parietal association cortex. *The Behavioral and Brain Sciences,* 1980; *3:* 485-534.
MacLean PD. *The triune brain in evolution: role in paleoceregbral functions.* New York, Plenum, 1990.
Magendie F. Experiences sur les functions des racines des nerfs rachidiens. *Journal of Physiological Experience,* 1824, 2: 276-279.
Magendie F. *An elementary treatise on human physiology.* New York, Harper, 1843.
Malis LI, Pribram HK y Kruger L. Action potentials in «motor» cortex evoked by peripheral nerve stimulation. *Journal of Neurophysiology,* 1953; *16:* 161-167.
McHenry LC. *Garrison's history of neurology.* Springfield, Charles C. Thomas, 1969.
Martin JP. *The basal ganglia and posture.* London, Pitman Medical, 1967.

Meyer A. *Historical aspects of cerebral anatomy. London,* Oxford University Press, 1971.
Meynert T. Der Bau der Groβhirnrinde und seine örtlichen Verschiedenheiten, nebst einem pathologisch-anatomischen Corollarium. *Vjsch Psychiat Wien,* 1867; *1:* 77-93 y 198-217, y 1868; 2: 88-113.
Miller GA, Galantier EH y Pribram HK. *Plans and the structure of behavior.* New York, Holt, Rinehart & Winston, 1960.
Minkowski M. Constantin von Monakow, 1853-1930, *Schweiz Arch Neurol Psychiat,* 1931; *27:* 1-63.
Mishkin M y Pribram KH. Visual discrimination performance following partial ablations of the temporal lobe. *Journal of Comparative Physiology,* 1954; 47: 14-20.
Monakow C von. Lokalisation der Hirnfunktionen. *J Neurol Psychiat,* 1911; *17:* 185-200.
Monakow C von. *Die Lokalisation im Grofihirn und der Abbau der Funktion durch kortikale Herde.* Wiesbaden, Bergmann, 1914.
Mountclaste VB, Lynch JC, Georgopoulos A, Sakata H y Acuña C. Posterior parietal association cortex of the monkey. command functions for operations within extrapersonal space. *Journal of Neurophysiology,* 1978; *38:* 871-909.
Penfield W. *The excitable cortex in conscious man.* Springfield, Charles C Thomas, 1958.
Penfield W y Boldrey E. Somatic motor and sensory representation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation. *Brain,* 1937; *60:* 389-443.
Penfield W y Jaspers H. *Epylepsy and the Functional Anatomy of the Human Brain.* Boston, Little Brown, 1954.
Pfeifer RA. *Die Angioarchitektonik der Grofihirnrinde.* Berlin, Springer, 1928.
Phillips CG. Changing concepts of precentral motor area. En: JC Eccles (ed), *Brain and conscious experience.* New York, Springer, 1965; pp 389-421.
Phillips CG. Motor apparatus of the baboon's hand. *Proceedings Royal Society,* 1969; *B173*: 141-174.
Polimanti O. *Contributi alia fisiología edall'anatomía dei lobi frontali.* Roma, Tipografía Nazionale di G. Bertero, 1906.
Powell TPS. Certain aspects of the intrinsic organisation of the cerebral cortex. En: O Pompeiano y CA Marsan (eds), *Brain mechanisms and perceptual awareness.* New York, Raven, 1981, pp 1-19.
Pribram KH. On the neurology of thinking. *Behavioral Sciences,* 1959; *4:* 265-287.
Pribram HK. *Languages of the Brain.* Englewood Cliffs, Prentice-Hall, 1971.
Pribram HK. How is it that sensing so much we can do so little? *The Neurosciences III.* New York, MIP Press, 1974; pp 249-261.
Pribram KH. The cerebral isocortex. En: G Schaltembrand y E Walkers (eds), *Textbook of stereotaxy of the human brain.* Stuttgart, 1981, pp 300-328.
Pribram KH. *Brain and Perception.* Hillsdale, Erbaum, 1991.
Pribram KH y Barry J. Further behavioral analysis of the parieto-temporo-occipital cortex. *Journal Neurophysiology,* 1956; *19:* 99-106.
Pribram KH y Rruger L. Functions of the «olfatory brain». *Annals New York Academy Sciences,* 1954; 58: 109-138.
Pribram KH, Kruger L, Robinson F y Berman AJ. The effects of precentral lesions on the behavior of monkeys. *Yale Journal of Biology and Medicine,* 1955-1956; *28:* 428-443.
Pribram KH, Lassonde MC y Ptitto M. Classification of receptive field properties. *Experimental Brain Research,* 1981; *43:* 119-130.
Pribram KH y MacLean PD. Neuronographic analysis of medial and basal cerebral cortex. *Journal Neurophysiology,* 1953; *16:* 324-340.
Pribram KH, Mishkin M, Rosvold HE y Kaplan SJ. Effects on delayed-response performance of lesions of dorsolateral and ventromedial frontal cortex of baboons. *Journal of Comparative and Physiological Psychology,* 1952; *45:* 565-575.

Pribram KH y Ramírez JM. *Cerebro, Mente y Holograma,* Madrid, Alhambra, 1980.
Pribram KH y Ramírez JM. El funcionamiento holonómico del cerebro. *Revista Latinoamericana de Psicología,* 1981; *13:* 181-246.
Pribram KH, Sharafat A y Beekman GJ. Frequency encoding in motor systems. En: HTA Whiting (ed.): *Human motor actions. Bernstein reassessed.* North Holland, Elsevier, 1984; pp. 121-156.
Pribram KH, Spinelli DN y Kamback MC. Electrocortical correlates of stimulus response and reinforcement. *Science,* 1967; *3784:* 94-96.
Ramírez JM. *Aspectos históricos sobre la localización de procesos psíquicos en el lóbulo frontal.* Facultad de Medicina, Universidad Complutense. Madrid, 1974.
Ramírez JM. *la vida humana.* Madrid, GER, 1975, vol. XXII.
Ramírez, JM. Localización cerebral de procesos psíquicos. *Archivos de Neurobiología,* 1976; *39:* 167-198.
Ramírez JM. *La función cerebral.* Madrid, Garsi, 1983.
Ramírez JM, Aksanski R y Boenicke C. Trastornos psíquicos en pacientes con epilepsias tumorales. *Revista Psicología General y Aplicada,* 1977; *145:* 193-210.
Ramírez JM, Boenicke C. y Aksanski R. Trastornos psíquicos y parésicos en pacientes con tumores cerebrales. *Revista Psicología General y Aplicada,* 1977; *146:* 399-408.
Ramírez JM, Sharafat A, Bolster RB y Pribram KH. Dispositivo de fijación para registro de unidades neuronales en animales anestesiados. *Revista Española de Fisiología,* 1980, *36:* 447-448.
Riese W. FJ Gall et le problème des localisations cerebrales. *Hyg. Ment.,* 1936, *31:* 105.
Riese W. *A history of neurology.* New York, MD Publications, 1959.
Rockel AJ, Hiorns RW y Powell TPS. The basic uniformity through full depth of neurocortex. *Brain,* 1980; *103:* 221-244.
Rolando L. Della struttura degli emisferi cerebrali. *Mem. r. Accad. Sci.* Torino, 1831; *35:* 103-146.
Rylander G. Personality changes after operations on the frontal lobes. *Acta Psychiat. Et Neur.,* suppl. 20. London, Oxford University Press, 1939.
Sanides F. Die *Architektonik des menschlichen Stirnhirns.* Berlín, Göttingen, Heidelberg, Springer, 1962.
Sharafat A y Ramírez JM. Motor information processing. *Neuroscience Letters,* 1981; 7: S112.
Sharafat A, Ramírez JM y Pribram KH. Sensory motor frequence encoding. *Bulletin Psychonomic Society,* 1980; *16:* 161.
Sherrington Ch. *The integrative action of the nervous system.* London, 1906-1911.
Sperry RW. Cerebral regulation of motor coordination in monkeys following multiple transection of sensorymotor cortex. *Journal Neurophysiology, 1947; 10:* 275-294.
Sperry RW. Preservation of high-order function in isolated somatic cortex in callosum-sectioned cats. *Journal Neurophysiology,* 1959; *22:* 78-87.
Spinelli DN y Pribram KH. Changes in visual recovery function produced by temporal lobe stimulation in monkey. *Electrocephal. Clinical Neurophysiology,* 1966; *20:* 44-49.
Spinelli DN y Pribram KH. Changes in visual recovery function and unit activity produced by frontal and temporal cortex stimulation. *Electroencephal. Clinical Neurophysiology,* 1967; *22:* 143-149.
Stein FC. El control de movimiento. *En:* CW Coen (ed.): *Las funciones del cerebro.* Barcelona, Ariel, 1986; pp. 105-143.
Strasburger E. Die myeloarchitektonischen Gliederung des Stirnhirns beim Menschen und Schimpansen. *J. Psychol. Neurol.* (Leipzig), 1937; *47:* 461-491 y 565-606.
Sugar O, Chusid JG y French JD. A second motor cortex in the monkey. *Journal Neuropathology,* 1948; 182-189.

Temkin O. Gall and his phrenological movement. *Bull. Hist. Med.,* 1947; *21:* 275-321.
Turner W. *The convolutions of the human cerebram topographically considered.* Edinburgh, Maclachlan and Steward, 1866.
Ungerleider L, Ganz L y Pribram KH. Size constancy in Rhesus monkey: effects of pulvinar, prestriate and inferotemporal lesions. *Experimental Brain Research,* 1977; *27:* 251-269.
Ungerleider L y Pribram KH. Inferotemporal vs. combined pulvinar-prestriate lesions in the rhesus monkey: effects on color, object and pattern discrimination. *Neuropsychologia,* 1977; *15:* 481-498.
Vogt O. Zur anatomischen Gliederung des Cortex cerebri. *J. für Psych. undNeurol.,* 1903; 2.
Vogt O. Die myeloarchitektonischen Felderung des menschlichen Stirnhirns. *J. für Psych. und Neurol.,* 1910; 75: 221-232.
Vogt O. Quelques considerations générales sur la mélo architecture du lobe frontal. *Revue Neurologique,* 1910; 7: 1-16.
Vogt C. y Vogt O. Allgemeinere Ergebnisse unserer Hirnforschung. *J. Psychol. Neurol,* 1919; *25:* 273-462.
Walker AE y Weaver TA. Ocular movements from the occipital lobe in the monkey. *Journal Neurophysiology,* 1940; *3:* 353-357.
Warrington EK y Weiskrantz L. An analysis of short-term and long-term memory defects in man. *En:* IA Deutsch (ed.): *The physiological basis of memory.* New York, Academic, 1973.
Weiskrantz L. Varieties of residual experience. *Quartely Journal Experimental Psychology,* 1980; *32:* 365-386.
Weiskrantz L. *Blindsight a case study and implications.* Oxford, Oxford University, 1986.
Weiskrantz L y Mishkin M. Effects of temporal and frontal cortical lesions on auditory discrimination in monkeys. *Brain,* 1958; *81:* 406-414.
Weiss P. Does sensory control play a constructive role in the development of motor coordination? *Schweizer Medizinisches Wochenschrift,* 1941; *71:* 406-407.
Wernicker C. *Der aphasische Symptomen Komplex.* Breslau, Franck y Weigert, 1874.
Winkler C. Die Bedeutung der Arbeit Constantin von Monakow's für die Wissenchschaft. *Schweiz. Arch. Neurol. Psychiat.,* 1923; *13:* 11-24.
Wollenberg R. Edward Hitzing. *Arch. Psychiat. Nerv. Krankk,* 1908; 43.
Woolsey CN. Organization of somatic sensory and motor areas of the cerebral cortex. *En:* HF Harlow y CN Woolsey (eds.): *Biological and biochemical bases of behavior.* Madison, University of Wisconsing, 1958; pp 63-81.
Woolsey CN y Chang TH. Activation of the cerebral cortex by antidromic volleys in the pyramidal tract. *Research Publication of the Association of 'Nervous Mental Diseases,* 1948; 27, 146.
Wundt W. *Grundzüge der physiologischen psychologie.* Leipzig, 1902.

SEGUNDA PARTE

Ashby WR. *Design for a brain: The origin of adaptive behavior* 2.ª ed. New York, John Wiley, 1960.
Barchas JE, Ciaranello RD, Stolk JM y Hamburg DA. Biogenic amines and behavior. *En:* S. Levine (ed.): *Hormones and behavior,* New York, Academic Press, 1982; pp. 235-329.
Bekesy Von G. *Sensory inhibition.* New Jersey, 1967. Princeton University Press.
Bergson HL. *Matter and memory.* New York, 1911/1959; Dobuleday.

Bracewell RN. The Fourier transform. *Scientific American,* 1989; 86-95.
Brillouin L. *Science and information theory,* 2." ed. New York, 1962; Academic Press.
Brindley GS y Merton PA. The absence of position sense in the human cye. *Journal of Physiology,* 1960; *153:* 127-130.
Brody BA y Pribram KH. The role of frontal and parietal cortex in cognitive processing: Tests of spatial and sequence funtions. *Brain,* 1978; *101:* 607-633.
Brooks CV. How does the limbic system assist motor learning? A limbic comparator hypothesis. *Brain and Behavioral Evaluation,* 1978; *29:* 29-53.
Bruner JS. On perceptual readiness. *Psychological Review,* 1957; *64:* 123.152.
Buey PC. *The precentral motor cortex.* Chicago, IL, 1944; University of Illinois Press.
Cannon WB. The James-Lange theory of emotions: a critical examination and an alternative theory. *American Journal of Psychology, XXXIX,* 1927; 106-124.
Capra F. *The Tao of physics.* Boulder, CO: Shambhala, 1975.
Darwin C. The expresión of the emotions in man and animals. London, John Murray. 1872.
Descartes R. *Selections.* New York, Scribner, 1927.
Eccles J, Ito M y Szentagothai J. *The cerebellum as a neuronal machine.* New York, Springer-Verlag, 1967.
Fleschig P. Les centres de projection et d'association de cerveau humain. *XIII Congress International de Medecine (Sect. Neurologie),* 1900; 115-121, Paris.
Freud S. *Project for a scientific psychology.* Standard Edition, vol. I. London, 1985-1966, Hogarth Prtess.
Gabor D. Theory of communication. *Journal of the Institute of Electrical Engineers,* 1946; *93:* 429-441.
Gall FJ y Spurtzheim G. Research on the nervous system in general and on that of the brain in particular. En: KH Pribram (ed.), *Brain and Behavior,* Middlesex, 1809-1969; Penguin, pp. 20-26.
Gazaniga MS. *The social brain: Discovering the network of the mind.* New York, Basic Books, 1985.
Head H. *Studies in neurology.* London, Oxford University Press, 1920.
Heilman KM y Valenstein E. Frontal lobe neglect in man. *Neurology,* 1972; 22:660-664.
Helmholtz H von. *Handbook of physiological optics,* 3.ª edición, Rochester, NY, Optical Society of America, 1924.
Hermans HJM, Kempen HJG y van Loon RJP. The Dialogical Self, Beyond Individuslism and Rationalism. *American Psychologist,* 1992; *47(1):* 23-33.
Hersh NA. *Spatial disorientation in brain injured patients.* Unpublished dissertation, Department of Psychology, Stanford University, 1980.
Hilgard ER. *Divided consciousness: Multiple controls in human thought and action.* New York, Wiley, 1977
Hinton GE y Anderson JA. *Parallel models of associative memory.* Hillsdale, NJ, Lawrence Erlbaum Associates, 1981.
Husserl E. *Fifth Logical lnvestigation* (in German). Hamburg, Meimer, 1901-1975.
James W. *The principies of psychology,* vols. I y II. London, MacMillan and Co., Ltd. New York, Dover Publications, Inc., 1901-1950.
James W. *The Varieties of Religious Experience.* New York, Random Housc, 1902-1929.
Jaynes J. *The origin of consciousness in the breadkdown of the bicameral mind.* Boston MA, Houghton-Mifflin, 1977.
Jung CG. *Collected works,* 2.ª edición. Bollingen Series 20. Princeton, Princeton University Press, 1960.
Konow A y Pribram KH. Error recognition and utilization produced by injury to the frontal cortex in man. *Neuropsychologia,* 1970; *8:* 489-491.

Lashley D. The thalamus and emotion. En: FA Beach, DO Hebb, CT Morgan y HW Nissen (eds.), *The neuropsychology of Lashley*. New York, 1960; McGraw-Hill, pp. 345-360.

Lindsley DB. Emotion. En: Stevens (ed.), *Handbook of experimental psychology*. New York, 1951; Wiley, pp. 473-516.

Lindsley DB y Wilson CL. Brainstem-hypothalamic systems influencing hippocampal activity and behavior. En: RL Isaacson y KH Pribram (eds.), *The Hippocampus* (parte IV). New York, 1976; Plenum, pp. 247-274.

Luna AR, Pribram KH y Homskaya ED. An experimental analysis of the behavioral disturbance produced by a left frontal arachnoidal endothelioma (meningioma). *Neurophsychologia,* 1964; 2: 257-280.

Mach E. *The analysis of sensations and the relation of the physical lo the psychical.* Chicago, The Open Court Publishing Company, 1914.

Mackay DM. Cerebral organization and the conscious control of action. En JC Eccles (ed.), *Brain and conscious experience.* New York, 1966; Springer-Verlag, pp. 422-445.

Maclcan PD. Psychosomatic disease and the «visceral brain»: recent developments bearing on the Papez theory of emotion. *Psychomatic Medicine,* 1949; *11:* 338-353.

Magoun HW. Caudal and cephalic influences of the brain reticular formation. *Physiologicals Review,* 1950; *30:* 459-474.

Matte Blanco I. *The Unconscious as Infinite Sets: An Essay in bi-logic.* London, Duckworth & Co., 1975.

McCarthy RA y Warrington EK. *Cognitive Neuropsychology: A Clinical Introduction.* London, Academic Press, 1990.

McFarland DJ. *Feedback mechanisms in animal behavior.* London, Academic Press, 1971.

Miller GA, Galanter A y Pribram KH. *Plans and the structure of behavior.* New York, Henry Holt & Companuy, 1960.

Mishkin M y Pribram KH. Analysis of the effects of frontal lesions in monkey: II. Variation of delayed response. *Journal of Comparative Physiology and Psychology,* 1956; 49:36-40.

Mittelstaedt H. Discusion. En: DP Kimble (ed.), *Experience and capacity.* New York, 1968; The New York Academy of Sciences, Interdisciplinary Communications Program, pp. 46-49.

Morse M, Venecia D y Milstein J. Near-death experiences: A neurophysiological explanatory model. *Journal of Near-Death Studies,* 1989; *8:* 45-53.

Mountcastle VB, Lynch JC, Georgopoulos A, Sakata H y Acuña C. Posterior parietal association cortex of the monkey. Command functions for operations within extrapersonal space. *Journal of Neurophysiology,* 1975; 38:871-908.

Neumann E. *The origins and history of consciousness.* Princeton: Princeton University Press, 1954.

Olds J y Milner P. Positive reinforcement produced by electrical stimulalion of septal area and other regions of rat brain. *Journal of Comparative Physiology and Psychology,* 1954; 47.419-427.

Oscar-Berman M. The effects of dorso-lateral-frontal and ventro-lateral-orbito-frontal lesions on spatial discrimination learning and delayed response in two modalities. *Neuropsychologia,* 1975; *13:* 237-246.

Papez JW. A proposed mechanism of emotion. *Archives of Neurological Psychiatry,* 1937; *38*: 725-743.

Peirce CS. *Collected papers.* Cambridge MA: Harvard University Press.

Penfield W. Consciousness, memory and man's conditioned reflexes. En: KH Pribram (ed.), *On the biology of learning*. New York, 1969; Harcout, Brace & World, pp. 127-168.

Pohl WG. Dissociation of spatial and discrimination deficits following frontal and parietal lesions in monkeys. *Journal of Comparative Physiological Psychology,* 1973; *82:* 227-239.

Pollen DA y Taylor JH. The striate cortex and the spatial analysis of visual space. En: FO Schmitt y FG Worden (eds.), *The Neurosciences Third Study Program*. Cambridge MA, 1974; The MIT Press, pp. 239-247.

Pribram HK. Psychosurgery in midcentury. *Surgery, Gynecology and Obstetrics,* 1950; *91:* 364-367.

Pribram HK. Toward a science of neuropsychology (method and data). En: RA Patton (ed.), *Current trends in psychology and the behavior sciences*. Pittsburg, PA, 1954; University of Pittsburg Press, pp. 115-142.

Pribram KH. Comparative neurology and the evolution of behavior. En: GG Simpson (ed.), *Evolution and behavior*. New Haven, CT, 1958a; Yale University Press, pp. 140-164.

Pribram KH. Neocortical functions in behavior. En: HF Harlow y CN Woolsey (eds.), *Biological and biochemical bases of behavior*. Madison, WI, 1958b; University of Wisconsin Press, pp. 151-172.

Pribram KH. The intrinsic systems of the forebrain. En: J. Field, HW Magound y VE Hall (eds.), *Handbook of physiology, neurophysiology, II*. Washington, DC, 1960; American Psychological Society, pp. 1323-1344.

Pribram KH. Limbic system. En: DE Sheer (ed.), *Electrical stimulation of the brain*. Austin, TX, 1961. University of Texas Press, pp. 563-574.

Pribram HK. Interrelations of psychology and the neurological disciplines. En: S Koch (ed.), *Psychology: A study of a science*. New York, 1959-1962; McGraw-Hill, pp. 119-157.

Pribram KH. Proposal for a structural pragmatism: some neuropsychological considerations of problems in philosophy. En: B Wolman y E Nagle (eds.), *Scientific psychology: Principies and Approaches*. New York, 1965; Basic Books, pp. 426-459.

Pribram KH. Some dimensions of remembering: Steps toward a neuropsychological model of memory. En: J Gaito (ed.), *Macromolecules and behavior*. York, 1966; Academic Press, pp. 165-187.

Pribram KH. On the neurology of thinking. *Behavioral Science,* 1969; *4:* 265-287.

Pribram KH. Feelings as monitors. En: MB Arnold (ed.), *Feelings and emotions*. New York, 1970; Academic Press, pp. 41-53.

Pribram KH. *Languages of the Brain: Experimental paradoxes and principies in neuropsychology*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall; Monterey CA: Brooks/Cole, 1977; New York: Brandon House, 1982. (Traducido al ruso, japonés, italiano y español), 1971a.

Pribram HK. The realization of mind. *Synlhese,* 1971b; 22:313-322.

Pribram HK. Self-consciousness and intentionality. En: BE Schwartz y D. Shapiro (eds.), *Consciousness and self regulation: Advances in research*. New York, 1976; Plenum, pp. 51-100.

Pribram HK. New dimensions in the functions of the basal ganglia. En: C Shagass, S Gershon y AJ Friedhoff (eds.), *Psychopathology and brain dysfunclion*. New York, 1977: Raven Press, pp. 77-95.

Pribram KH. Peptides and protocritic processes. En: LH Miller, CA Sadman y AJ Kastin (eds.), *Neuropeptide influences on the brain and behavior*. New York, 1977a; Raven Press.

Pribram KH. Modes of central processing in human learning and remembering. En: TJ Teyler (ed.), *Brain and learning*. Stamford, Conn, 1977b; Greylock Press, pp. 147-163.

Pribram KH. The orienting reaction: Key to brain representational mechanisms. En: HD Kimmel (ed.), *The orienting reflex in humans*. Hillsdale, NJ, 1980; Lawrence Erlbaum Associates, 1980.

Pribram KH. Emotions. En: SB Filskov y TJ Boíl (eds.), *Handbook of clinical neuropsychology* . New York, 1981; Wiley, pp. 201-234.

Pribram KH. Localization and distribution of function in the brain. En: J Orbach (ed.), *Neuropsychology after Lashley*. New York, 1982; Lawrence Erlbaum Associates, pp. 273-296.

Pribram KH. The cognitive revolution and the mind/brain issue. *American Psychologist,* 1986; *41:* 507-520.

Pribram KH. Frontal cortex-Luria/Pribram rapprochement. En: E Goldberg (ed.), *Contemporary Neuropsychology and the Legacy of Luria*. Hillsdale, NJ, 1990; Lawrence Erlbaum Associates, pp. *11-91*.

Pribram KH. *Brain and Perception: Holonomy and Structure in Figural Processing*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, 1991.

Pribram KH, Ahumada A, Hartog J y Roos L (1964). A progress report on the neurological process disturbed by grontal lesions in primates. En: SM Warren y K Akart (eds.), *The frontal granular cortex and behavior*. New York, 1964; McGraw HUÍ, pp. 28-55.

Pribram KH y Carlton EH. Holonomic brain theory in imaging and object perception. *Acta Psychologica,* 1986; *63:* 173-210.

Pribram KH y Gill M. *Freund's «Project» Reassessed*. New York, Basic Books, 1976.

Pribram KH, Kruger L, Robinson F y Berman AJ. The effects of precentral lesions of the behavior of monkeys. *Yale Journal of Biology & Medicine,* 1955-1956; *28:* 428-443.

Pribram KH, Lassonde MC y Ptito M. Classification of receptive field propertics. *Experimental Brain Reserach,* 1981; *43:* 119-130.

Pribram KH y McGuinness D. Arousal, activation and effort in the control of attention. *Psychological Review,* 1975; 82(2); 116-149.

Pribram KH y McGuinness D. Brain systems involved in attention and para-attentional processing. *New York Academy of Science,* 1992.

Pribram KH y Mishkin M. Simultaneous and successive visual discrimination by monkeys with inferotemporal lesions. *Journal of Comparative Physiology and Psychology,* 1955; 48:198-202.

Pribram KH, Nuwer M y Barón R. The holographic hypothesis of memory structure in brain function and perception. En: RC Atkinson, DH Krantz, RC Luce y P. Suppes (eds.), *Contemporary developments in mathematical psychology*. San Francisco, 1974; W.H. Freeman, pp. 416-467.

Pribram KH y Ramírez JM. *Cerebro, Mente y Holograma,* Madrid, Alhambra, 1980.

Pribram KH y Ramírez JM. El funcionamiento holonómico del cerebro. *Revista Latinoamericana de Psicología,* 1981; 13:181-246.

Pribram KH, Reitz S, McNeil M y Spevack AA. The effect of amygdalectomy on orienting and classical conditioning in monkeys. *Pavlovian Journal,* 1979; *14(4):* 203-221.

Pribram KH, Sharafat A y Beekman GJ. Frequency encoding motor systems. En: HTA Whiting (ed.), *Human motor actions - Bernstein reassessed*. Amsterdam, 1984; Elsevier, pp. 121-156.

Reisenzein R y Schonpflug W. Stumph's Cognitive-Evaluative Theory of Emotion. *American Psychologist,* 1992; *47,* 1: 34-45.

Reitz SL y Pribram KH. Some subcortical connections of the inferotemporal gyrus of monkey. *Experimental Neurology,* 1969; 25:632-645.

Rose JE y Woolsey CN. Organization of the mammalian thalamus and its relationship to the cerebral cortex. *EEG Clinical Neurophysiology,* 1949; *1:* 391-404.

Ruch TC. Motor systems. En: SS Stevens (ed.), *Handbook of experimental psychology.* New York, 1951; Wiley, pp. 154-208.

Ruff RM, Hersh NA y Pribram KH. Auditory spatial deficits in the personal and extra-personal frames of reference due to cortical lesions. *Neuropsychologia,* 1981; 19(3): 435-443.

Rumelhart DE, McClelland JL y el Grupo de Investigación PDP. *Parallel distributed processing,* vols. I y II. Cambridge MA, MIT Press, 1986.

Ryle G. *The concept of mind.* New York, Barnes y Noble, 1949.

Schacliter S y Singer TE. Cognitive, social and physiological determinants of emotional state. *Psychological Review,* 1962; *69:* 379-397.

Scoville WB y Milner B. Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry,* 1957; *20:* 11-21.

Searle JR. *Intentionality: An essay on the philosophy of mind.* Cambridge, Eng., Cambridge University Press, 1983.

Shannon CE y Weaver W. *The mathematical theory of Communications.* Urbana, IL, The University of Illinois Press, 1949.

Sharafat A, Ramírez JM y Pribram KH. Sensory motor frequence encoding Bulletin Psychonomic Society, 1980; 16:161.

Sidman M, Stoddard LT y Mohr JP. Some additional quantitative observations of immediate memory in a patient with bilateral hippocampal lesions. *Neuropsychologia,* 1968; 6: 245-254.

Sperry RW. Mind/brain interaction - Mentalism, yes - dualism, no. *Neuroscience,* 1980; 2: 195-206.

Stevenson I. *Telepathic Impressions: A review and report of thirty-five new cases.* Charlottesville, VA, University Press of Virginia, 1970.

Waddington CH. *The strategy of genes.* London, Alien & Unwin, Ltd, 1957.

Weiskrantz L. *Blindsight: A case study and implications.* Oxford, Clarendon Press, 1986.

Weiskrantz L, Warrington EK, Sanders MD y Marshall J. Visual capacity in the hemianopic field following a restricted occipital ablation. *Brain,* 1974; 97(4): 709-728.

Willshaw D. Holography, associative memory and inductive generalization. En: GE Hinton y JA Anderson (eds.), *Parallel models of associative memory.* Hillsdale, NJ, 1981; Lawrence Erlbaum Associates, pp. 83-102.

Wright JJ. Visual evoked responso in lateral hypothalamic neglect. *Experimental Neurology,* 1980.

Zeigarnik BV. *Experimental abnormalpsychology.* New York: Plenum, 1972.

Zukav G. *The dancing Wu Li masters.* New York, Morrow, 1971.